

DIE NATÜRLICHEN PFLANZENFAMILIEN

NEBST IHREN GATTUNGEN
UND WICHTIGEREN ARTEN INSBESONDERE
DEN NUTZPFLANZEN

UNTER MITWIRKUNG ZAHLREICHER HERVORRAGENDER FACHGELEHRTEN

BEGRÜNDET VON

A. ENGLER UND K. PRANTL

ZWEITE STARK VERMEHRTE UND VERBESSERTE AUFLAGE

HERAUSGEGEBEN VON

A. ENGLER

★

BAND 14^a

Angiospermae

Kurze Erläuterung der Blüten- und Fortpflanzungsverhältnisse
nebst Anhang:

Prinzipien der systematischen Anordnung
redigiert und bearbeitet von A. Engler

Mit 125 Figuren im Text



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1926

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung, vorbehalten.
Copyright 1926 by Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Druck von E. Haberland, Leipzig.

Inhalt.

Embryophyta siphonogama.

Unterabteilung Angiospermae.

(Bedecktsamige Siphonogamen.)

Kurze Erläuterung der Blüten- und Fortpflanzungsverhältnisse bei den Angiospermen.

I. Begriff der Blüte bei den Angiospermen	1
II. Die Blütenhülle als Ganzes	3
III. Die Blütenachse	6
IV. Stellungsverhältnisse der Blätter in der Blüte	9
V. Der Kelch (Calyx)	12
VI. Die Blumenkrone (Corolla)	13
VII. Die Staubblätter (Stamina, Mikrosporophylle) und das Andrözeum	14
VIII. Die Fruchtblätter (Megasporophylle, Makrosporophylle) und das Gynäzeum	38
Die Fruchtblätter	38
Bau der Samenanlagen	49
Entwicklungsgeschichte der Samenanlage zum Samen	51
IX. Blütenstände und Anschluß der Blüte an die Vorblätter	58
X. Bestäubung	63
XI. Die Befruchtung der Angiospermen	78
XII. Entwicklung des Embryos und des Nährgewebes, sowie der Samenschale als Folge der Befruchtung	87
XIII. Bastarde, Xenien	104
XIV. Samenerzeugung auf ungeschlechtlichem Wege. Apogamie, Aposporie und adventive Embryobildung einschl. Nucellarembryonie	107
XV. Die Früchte	114
Fruchtformen	114
Verbreitungsmittel der Früchte (und Samen)	117
Hygrochaspie, Xerochaspie	120
Parthenokarpie	121
Reizwirkungen von Fremdkörpern auf Fruchtknoten	122
Geokarpie, Amphikarpie, Heterokarpie	122
XVI. Keimung	127
A. Keimung der Samen nach ihrem oder der Früchte Abfall von der Mutterpflanze	127
B. Biotechnose (Keimung von Samen an der Mutterpflanze)	129
C. Viviparie	130
XVII. Über Versuche, die Angiospermen von älteren Abteilungen des Pflanzenreiches abzuleiten, hierzu	130
Übersicht über die Merkmale der Psilophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen, welche für die phylogenetischen Hypothesen zur Herkunft der Angiospermen in Betracht kommen	140

Anhang.

Prinzipien der systematischen Anordnung der Pflanzenfamilien mit besonderer Berücksichtigung der Angiospermen.

1. Über Verwandtschaft	146
2. Fluktuirende Variationen und Mutationen. Außerlich verschiedene Phasen derselben Pflanze. Außerlich ähnliche Organismen in verschiedenen Klassen und Abteilungen. Systematischer Rang. Wichtigkeit der Entwicklungsgeschichte (Ontogenese). Parallelsippen	146
3. Familien mit sehr gleichförmigen und solche mit ineinander übergehenden Merkmalen	149
4. Monophyletische und polyphyletische Entwicklung. Große Verschiedenheiten des Umfangs der einzelnen Familien	149
5. Ältere und jüngere Sippen der Verwandtschaftskreise	151
6. Zusammenfassung der Familien zu Unterreihen, Reihen, Klassen	151

7. Wesentliche und unwesentliche Merkmale	151
8. Wertschätzung morphologischer, anatomischer und bei der Fortpflanzung auftretender Merkmale. Serodagnostik	152
9. Streben nach Darstellung der wahrscheinlichen genetischen Entwicklung oder wenigstens Berücksichtigung der morphologischen Stufenfolge	152
10. Die möglichst zu berücksichtigende Paläobotanik gibt nur eine lückenhafte Grundlage	152
11. Vorzugsweise Berücksichtigung des anatomischen Baues und der äußeren Gliederung der Pflanzen	153
12. Was ist bei der Ermittlung der Stufenfolge zu beachten?	153
13. Schwierigkeiten bei der Beurteilung einfacher Formen, ob sie auf Ursprünglichkeit oder Reduktion beruhen	153
14. Auf gleicher Progressionsstufe befindliche Formen sind nicht ohne weiteres als nächstverwandt anzusehen (sogenannte Convergenzen). Berücksichtigung anatomischer Verhältnisse, welche nicht zu den äußeren Lebensverhältnissen in näherer Beziehung stehen, und Berücksichtigung der geographischen Verbreitung sind von hohem Wert für die Systematik	154
15. Progressionen im anatomischen Bau	154
16. Progression in der Entwicklung der Sprosse. Sprosse mit alternierender und quirlständiger Blattstellung	155
17. Progression in der Entwicklung der Blütenstände. Komplizierte, einer Zwitterblüte entsprechende Blütenstände	155
18. Progression bei den Organen der geschlechtlichen Fortpflanzung. Haploide Gametophyten, diploide Sporophyten. Veraltete Unterscheidung von Kryptogamen und Phanerogamen. Blüten (Komplexe von Sporophyllen) auch bei mehreren Pteridophyten. Samenpflanzen nicht nur bei Gymnospermen und Angiospermen. Asiphonogame und siphonogame Embryophyten	155
19. Blütenbau	157
20. Progression von der Spiralstellung der Blütenphyllome zur Quirlstellung	157
21. Progression in der Zahl der Glieder der einzelnen Formationen der Blüte. Blütentypen mit nicht fixierter und mit fixierter Quirlzahl	157
22. Ableitung zygomorpher Blüten	158
23. Progression in der Beschaffenheit der Blütenhülle, Achlamydie, Apetalie, Apopetalie, Apochlamydie	158
24. Progression der Zwitterblüten zu eingeschlechtlichen Blüten	159
25. Progression in der Entwicklung der Antheren. Periplasmodium. Progression vom zweikernigen zum dreikernigen Pollen. Sukzedane und simultane Tetradenbildung der Pollenmutterzellen	159
26. Progression in der Ausbildung des Andrözeums	160
27. Wesentliche Progression der Angiospermen gegenüber den Gymnospermen in der Ausbildung einer Narbe	160
28. Progression in der Entwicklung des Gynäzeums von der Apokarpie zur Synkarpie. Gynäzeum mit ursprünglich einer Samenanlage. Progression der Gynäzeen mit mehreren Samenanlagen zu solchen mit einer	161
29. Wert der Beschaffenheit der Samenanlage für die Systematik. Progression von eusporangiaten Samenanlagen zu leptosporangiaten; von orthotropen zu anatropen, kamptotropen und kampylotropen. Embryosäcke, welche dem Pollenschlauch entgegenwachsen	161
30. Die ♀ Haploidgeneration der Gymnospermen und Angiospermen im Gegensatz zu der der heterosporen Pteridophyten. Gegensatz zwischen der ♀ Haploidgeneration der Gymnospermen und der der Angiospermen. Progression vom vielzelligen Archesper zu einzelligen. Abweichungen vom typischen Skernigen Embryosack zwar für einzelne Gattungen und Familien charakteristisch, aber nicht zur Charakterisierung von Familiengruppen geeignet. Progression durch Vermehrung der Antipodenzellen	162
31. Progression in der Entwicklung des Endosperms und der Suspensorhaustorien	164
32. Progression in der Fruchtbildung nur selten zur Charakterisierung größerer Gruppen geeignet	165
33. Arillarbildung eine Progression	165
34. Progression von der Dikotyledonie zur Nothomonokotyledonie und Akotyledonie	165
35. Verschiedene Kombinationen von Progressionen erschweren die systematische Anordnung	166
36. Die lineare Anordnung entspricht nur teilweise der Entwicklung eines Typus. Die in Unterreihen zusammengefaßten Familien stehen meist zueinander in einem wahrscheinlich natürlichen (genetischen) Verwandtschaftsverhältnis; die Zusammenfassung zu Reihen dient mehr dem Zweck der Übersichtlichkeit	166
37. Sympetalie vereinzelt auch bei Archichlamydeen. Eusympetalen zum großen Teil mit monochlamydeen Samenanlagen	166



ANGIOSPERMAE.

Bedecktsamige Siphonogamen.

Kurze Erläuterung der Blüten- und Fortpflanzungsverhältnisse bei den Angiospermen.

Von

A. Engler.

Während bei den Gymnospermen die Fortpflanzungserscheinungen bei den einzelnen Familien behandelt werden mußten, lassen die Blüten- und Fortpflanzungsverhältnisse der Angiospermen eine gemeinsame Besprechung zu. Es ist aber durchaus nicht unsere Absicht, hier eine vollständige Darstellung der Blütenmorphologie zu geben, sondern es handelt sich nur darum, durch Vorführung charakteristischer Typen in zahlreichen Abbildungen den weniger vorgebildeten Leser mit den Verhältnissen vertraut zu machen, deren Kenntnis zum Verständnis der bei den Angiospermen vorkommenden Blüten- und Fortpflanzungsverhältnisse unerlässlich ist.

Im wesentlichen geht unsere Darstellung vom Standpunkt der vergleichenden Morphologie aus. Es sei hier kurz darauf hingewiesen, daß die komplizierten Sprosse der Blüten in viel höherem Grade als die einfachen Laubspresse zu verschiedenartigen Auffassungen Veranlassung geben. Schon bei dem Versuche, die tatsächlichen Verhältnisse in den Blüten richtig zu beschreiben, stößt man auf mehrfache Schwierigkeiten, welche durch die starke Zusammendrängung der einzelnen Blütenteile und die zahlreichen Übergangsstufen in der Ausbildung derselben veranlaßt werden. Man hat daher verschiedene Wege eingeschlagen, welche zu der richtigen »Deutung« der einzelnen Blütenteile führen sollten, den vergleichend morphologischen und den entwicklungsgeschichtlichen. Auf beiden Wegen ist man nicht selten in die Irre geraten. Einerseits haben die vergleichenden Morphologen oft durch allzustarkes Festhalten an gewissen vorgefaßten Meinungen und durch die Anwendung der für einen Teil der Formen eines Verwandtschaftskreises richtigen schematischen Darstellungen auf andere Formen derselben Sippe gefehlt, andererseits haben die Anhänger der Entwicklungsgeschichte nicht immer berücksichtigt, daß im Individuum größtenteils nur solche Anlagen zur Entfaltung kommen, welche durch Erbschaft von den Vorfahren erhalten wurden, und dann haben sie namentlich sehr häufig die aus der Entwicklungsgeschichte einer Form sich ergebenden Resultate auf ganze Verwandtschaftskreise angewendet. Zufriedenstellende Resultate können in zweifelhaften Fällen bisweilen dadurch erreicht werden, daß bei den verschiedenen Typen eines Verwandtschaftskreises die Entwicklungsgeschichte verfolgt wird, d. h. also es darf die vergleichende Morphologie nicht immer bloß die fertigen Zustände in Betracht ziehen, sondern es muß diese Methode auch auf die jüngeren Stadien ausgedehnt werden. Leider ist dies praktisch nicht immer ausführbar, weil häufig nur ein sehr geringer Bruchteil der verschiedenen Blütentypen einer Familie in einem für die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung geeigneten Zustande zugänglich ist. Andererseits stehen auch viele Pflanzenformen so isoliert, daß man ihre Blüten nicht mit anderen unmittelbar vergleichen kann.

I. Begriff der Blüte bei den Angiospermen.

Wie bei den gymnospermen Siphonogamen und wie bei den Equisetaceen, Lycopodiaceen, Selaginellaceen usw. versteht man auch hier unter Blüte den Teil eines Sprosses, welcher die an der geschlechtlichen Fortpflanzung beteiligten Blattgebilde trägt.

Blütensprosse, welche nur diese der Fortpflanzung dienenden Organe tragen, werden nackte (achlamydeische) Blüten genannt.

Den Gymnospermen gegenüber finden wir bei den Angiospermen zunächst den Unterschied, daß ein oder einige Fruchtblätter (Carpelle, Carpiden) zusammen einen geschlossenen Körper, den Stempel (oder das Pistill), bilden, welcher die Samenanlagen einschließt; doch ist zu bemerken, daß einerseits bei der Gymnosperme *Juniperus* die Fruchtb. ebenfalls zu einem Gehäuse zusammenschließen, und daß bei der Angiosperme *Reseda* der Stempel oben offen ist, so daß also dieses Verhältnis allein

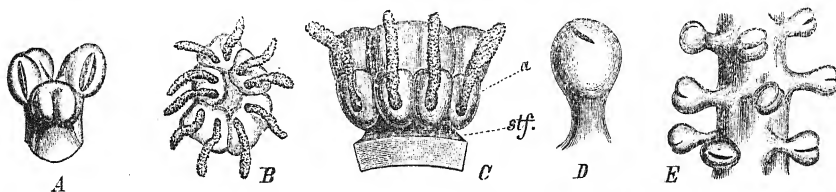


Fig. 1. Beispiele einfachster, nackter männl. (♂) Blüten, welche nur aus Staubblättern bestehen; sämtlich von Araceen. A *Dracunculus vulgaris* Schott. — B *Amorphophallus silvaticus* (Roxb.) Kunth. — C *Dieffenbachia picta* Schott. stf. Der sogen. Staubfaden, a die Anthere der einzelnen Staubb. — D *Arisarum vulgare* Targ. Tozz., dessen ♂ Blüte nur aus 1 Staubb. besteht. E Stück eines ♂ Blütenstandes derselben Pflanze. (Original.)

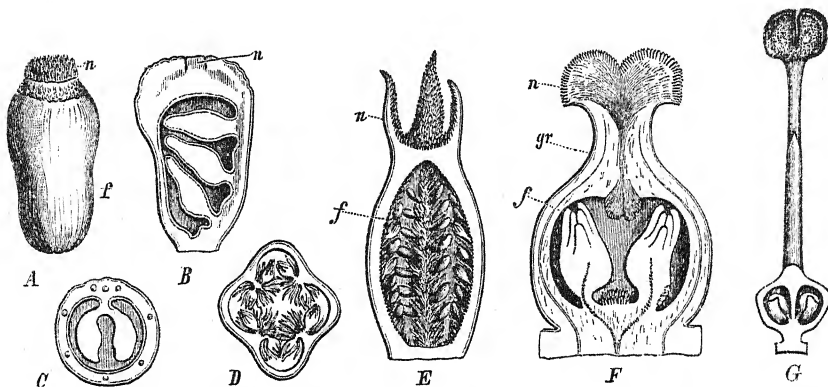


Fig. 2. Beispiele einfachster, nackter weibl. (♀) Blüten, welche nur aus Fruchtblättern bestehen; sämtlich von Araceen. A—C *Arum Dioscoridis* Sibth. A ♀ Blüte, aus einem Fruchtb. gebildet; B Längsschnitt derselben, C Querschnitt derselben, beide an der Stelle, wo sich die Ränder des Fruchtb. vereinigen, die Placenta 2 Reihen von Samen tragend, von denen je eine Reihe einem der zusammenschließenden Ränder des Fruchtb. angehört. — D, E *Ariopsis peltata* Graham. E ♀ Blüte, aus 4 Fruchtb. gebildet, welche mit ihren zu Placenten werdenden Rändern zusammenschließen; ein Fruchtb. ist weggeschnitten, um das Innere des Fruchtknotens zu zeigen. D Querschnitt durch eine solche ♀ Blüte. — F *Alocasia navicularis* C. Koch et Bouché, Längsschnitt durch eine ♀ Blüte, deren Fruchtb. ebenfalls zu einem Stempel (Pistill) mit einfächerigem Fruchtknoten zusammenschließen, ihre Samenanlagen aber am Grunde tragen. — G *Amorphophallus campanulatus* Blume, Längsschnitt durch eine ♀ Blüte, deren Fruchtb. zu einem 3fächerigen Fruchtknoten zusammenschließen; die Wand eines Faches ist weggeschnitten. — Überall f Fruchtknoten, gr Griffel, n Narbe. (Original.)

die beiden genannten Unterabteilungen nicht unterscheidet. Durchgreifend ist aber (abgesehen von dem später zu besprechenden inneren Bau der Samenanlage) der Unterschied, daß die Fruchtb. der Gymnospermen keine Narben besitzen und daher auch *Astigmaticae* genannt werden, während dem Stempel oder Pistill immer eine Narbe zukommt und somit für die Angiospermen auch die Bezeichnung *Stigmaticae* berechtigt ist.

Der normale Stempel zeigt allemal:

1. einen Fruchtknoten (Ovarium), welcher die Samenanlagen (Samenknospen oder Eichen oder Ovula) einschließt; daher der Name Angiospermen, Bedecktsamige;

2. eine Narbe (Stigma), welche, mit feinen Papillen besetzt, die Pollenzellen aufnimmt und durch den auf ihr ausgeschiedenen Saft zum Austreiben des Pollenschlauches veranlaßt.

Außerdem ist häufig am Stempel \pm deutlich zu unterscheiden:

3. ein Griffel (Stylus oder Stilus), ein zwischen Fruchtknoten und Narbe befindlicher, häufig viel dünnerer Teil, dessen ebenfalls mit Papillen besetzte Röhre von den auf der Narbe ausgetretenen Pollenschläuchen durchlaufen wird; er wird daher auch Staubweg genannt.

Ausführlicheres über diese Gebilde weiter unten. Während unter den jetzt lebenden Gymnospermen nur die Gattung *Welwitschia* (*Tumboa*) in ihren Blüten Staubb. und Fruchtb. zeigt, finden wir bei den Angiospermen so häufig Staubb. und Fruchtb. in einer Blüte vereinigt, daß man geneigt ist, da, wo nur eine Art von Geschlechtsblättern auftritt, Abort, d. h. Verkümmern der bei den Vorfahren vorhanden gewesenen anderen Art von Geschlechtsblättern anzunehmen. In den meisten Fällen läßt sich auch noch nachweisen, daß die Staubblattblüten oder σ Blüten infolge von Verkümmern der Stempelanlagen, die Stempelblüten oder φ Blüten infolge von Verkümmern der Staubblattanlagen entstanden sind.

Blüten, welche Staubb. und Stempel enthalten, heißen Zwitterblüten (hermaphrodite, seltener monoklinische Blüten), im Gegensatz zu den eingeschlechtlichen oder diklinischen Blüten.

Pflanzen, welche diklinische Blüten beiderlei Geschlechts auf demselben Stock tragen, heißen monözische oder einhäusige, dagegen solche, bei denen σ und φ Blüten auf verschiedenen Stücken vorkommen, diözische oder zweihäusige. Diese Begriffe kommen übrigens nicht nur hier, sondern auch in den niedriger stehenden Abteilungen des Pflanzenreiches zur Anwendung. Dagegen finden sich unter den Angiospermen noch sehr häufig polygamische (vieלהיג) Pflanzen, bei denen an einem und demselben oder an verschiedenen Stöcken außer Zwitterblüten (φ) auch eingeschlechtliche Blüten vorkommen. In der Regel finden sich auf einem Stock neben den φ entweder nur noch σ oder nur noch φ Blüten. Ausführlicheres über diese Verhältnisse siehe unter dem Abschnitt Bestäubung.

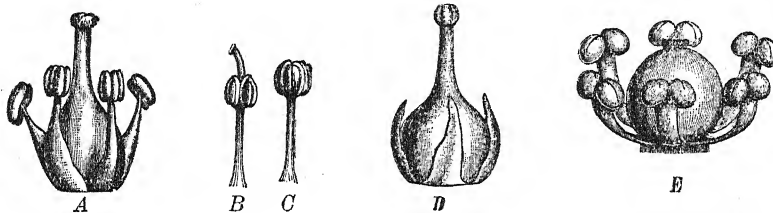


Fig. 3. Beispiele einfachster, nackter Zwitterblüten, sämtlich von Araceae. A—D *Symplocarpus vermitoxicus* (Griseb.) Engl. A Zwitterblüte; B und C zeigen, wie durch Verkümmern des Stempels und Vereinigung der Staubblätter eine σ Blüte entsteht; in B ist der Stempel nur erheblich reduziert, in C vollkommen abortiert; D φ Blüte von demselben Blütenstande, bei welcher die Staubb. keine Anthere besitzen, demnach steril und zu Staminodien geworden sind. — E Zwitterblüte von *Calla palustris* L. (Original.)

II. Die Blütenhülle als Ganzes*).

In den meisten Fällen bedürfen die Geschlechtsorgane (Geschlechtsblätter, Sexualblätter, Sporophylle) während der ersten Stadien ihrer Entwicklung eines Schutzes gegen äußere Angriffe. Dieser wird ihnen in verschiedener Weise zuteil. Entweder wird der Schutz übernommen von einem großen Blattgebilde, einer Spatha, welches sämtliche Blüten eines Blütenstandes einschließt, wie bei allen Araceen und den Palmen, oder von den Tragb. der einzelnen Blüten, d. h. den Blättern, in deren Achseln die Blüten stehen, oder endlich von den den Sexualb. zunächst gelegenen Hochb. des Sprosses.

Bis zu einem gewissen Grade ist das letztere auch schon bei Coniferen und anderen Gymnospermen der Fall. (Vgl. Bd. XIII, S. 2, 4 und S. 200, Taxaceen, Blütenverhältnisse.)

Wenn sich die schützenden Hochblattgebilde eng an die Sexualb. desselben Sprosses anschließen und mit diesen zusammen einen scharf gesonderten Sproßteil ausmachen, bezeichnet man sie als Blütenhülle (Perianthium). Nicht selten ist

*) Vgl. hierüber auch Engler in Bot. Jahrb. V (1884), S. 160.

zwischen den Blättern dieser Blütenhülle und den vorangehenden Hochb. keine scharfe Grenze zu ziehen, aber anderseits läuft nicht selten die Blütenhülle am Blütenstiel bis zu einer Stelle herunter, an welcher die Vorb. stehen oder eine leichte Einschnürung vorhanden ist; man spricht dann von Artikulation des Blütenstiels, doch gehört eigentlich der oberhalb der Artikulation befindliche Teil des Stiels zur Blütenachse, während der Blütenstiel strenggenommen nur bis zur Artikulation reicht. Da die Blätter der Blütenhülle neben ihrer ursprünglichen Hauptfunktion des Schutzes auch noch Nebenfunktionen übernehmen können und sie sich diesen Nebenfunktionen entsprechend umgestalten, so besitzen die Blätter der Blütenhülle eine sehr verschiedenartige Ausbildung.

Wir unterscheiden zunächst nach der Ausbildung der Blätter in der Blütenhülle folgende Fälle:

A. Sämtliche Blätter der Blütenhülle gleichartig. — Homöiochlamydeische Blütenhülle (auch häufig Perigon genannt, während die einzelnen

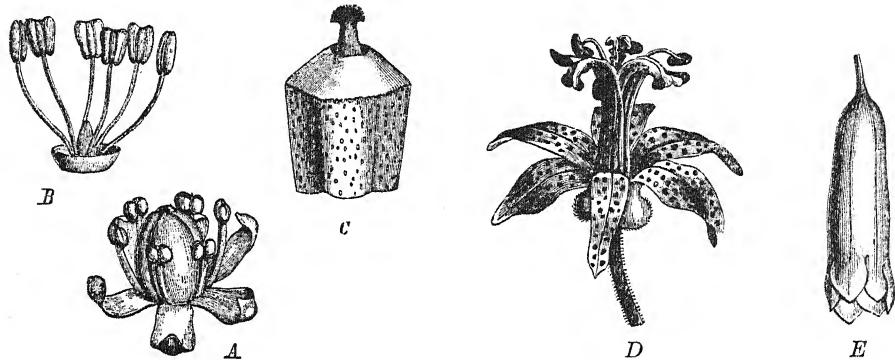


Fig. 4. Beispiele von Blüten mit gleichartiger (homöiochlamydeischer) Blütenhülle. A *Acorus calamus* L., mit hochblattartiger (prophyllöider) Blütenhülle; die 6 Blätter der Blütenhülle stehen getrennt in 2 Kreisen. — B, C *Stylochiton natalensis* Schott; B ♂ Blüte, C ♀ Blüte, beide mit vereintblättriger Blütenhülle; bei C ist erkennbar, daß dieselbe aus den Blättern zweier Kreise gebildet ist. — D *Tricyrtis pilosa* Wall. mit homöiochlamydeischer blumenblattartiger (petaloïder) Blütenhülle, die 6 Blätter sind getrennt. — E *Polygonatum multiflorum* (L.) All., ebenso; aber die 6 Blätter der Blütenhülle sind vereinigt. (Original.)

Blattgebilde als *Tepala* bezeichnet werden). Nicht zu verwechseln mit B. c.: *apetale* Blütenhülle.

a. Sämtliche Blätter der Blütenhülle hochblattartig (prophyllöid). Dieselben haben nur die Funktion eines Schutzorgans.

b. Sämtliche Blätter der Blütenhülle blumenblattartig oder corollinisch (petaloïd). Dieselben haben neben der Funktion des Schutzes auch noch die Funktion eines Schauapparates, d. h. sie locken Insekten zum Besuch der Blüten an und dienen dadurch der so häufig von Insekten bewerkstelligten, für eine erfolgreiche Befruchtung wichtigen Übertragung des Pollens aus der einen Blüte in die andere.

B. Die Blätter der Blütenhülle sind ungleichartig. — Heterochlamydeische Blütenhülle.

In diesem Falle wird der äußere Kreis oder die äußere Gruppe in ihrer Gesamtheit als Kelch (*Calyx*) bezeichnet, der innere Kreis als Blumenkrone (*Corolla*). Die einzelnen Blätter der äußeren Blütenhülle heißen Kelchblätter (*Sepala*, *Sep.*), diejenigen der inneren Blütenhülle Blumenblätter oder Kronblätter (auch *Kronb.*, *Petala*, *Pet.*). Bezüglich der letzteren ist übrigens nicht immer sicher, daß dieselben bei den Vorfahren der betreffenden Pflanzen sich aus Hochb. herausgebildet haben, sondern es ist in sehr vielen Fällen wahrscheinlich, daß sie aus Staubb. hervorgegangen sind*).

*) Vgl. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, S. 149, und Engler in Bot. Jahrb. V. S. 163—165.

a. Die Blätter der inneren Blütenhülle sind getrennt. — Choripetale Blüten.
(Bisweilen werden solche Blütenhüllen auch eleutheropetal oder polypetal ge-
nannt.)

b. Die Blätter der inneren Blütenhülle sind vereinigt. — Sympetale Blüten.

c. Die Blätter der inneren Blütenhülle sind abortiert. — Apetale Blüten oder genauer ausgedrückt: a p o p e t a l e B l ü t e n. Dieser Fall ist äußerlich oft nicht zu unter-

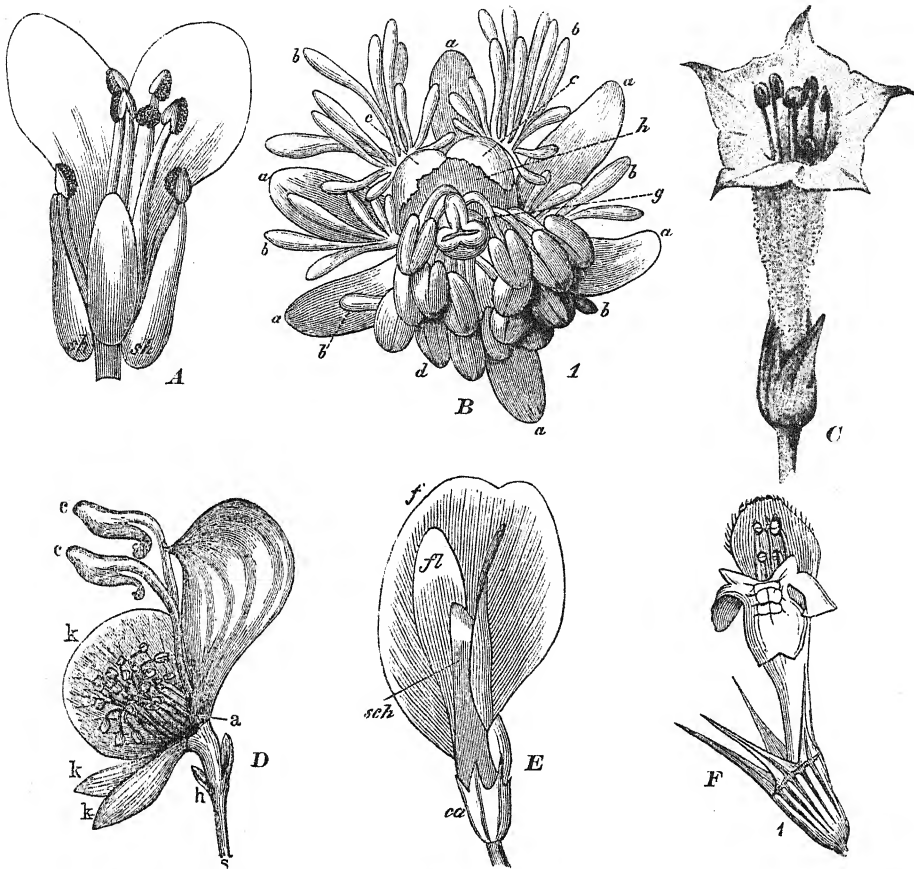


Fig. 5. Beispiele von Blüthe mit verschiedeuartiger (heterochlamydeischer) Blütenhülle. *A* *Arabis alpina* L. — *B* *Reseda odorata* L. — *C* *Nicotiana tabacum* L. — *D* *Aconitum napellus* L. — *E* *Trifolium pallescens* L. — *F* *Galeopsis tetrahit* L. *A, B, D, E* mit getrenntblättriger innerer Blütenhülle = chori-petal. *C, F* mit vereintblättriger innerer Blütenhülle = sympetal. *A, C, D* strahlige oder aktino-morphe Blütenhülle. *E, F* zweiseitig symmetrische oder zygomorphe Blütenhülle. Bei Fig. *D* ist auch noch eine andere Auffassung zulässig. Was als Kelch (*k*) bezeichnet wird, ist die Blütenhülle, dagegen können die mit *c* bezeichneten Blätter Honigblätter benannt werden. (Nach Herm. Müller.)

scheiden von A. a. Auch die Entwicklungsgeschichte gibt sehr oft keine Aufklärung darüber, ob eine zweite Blütenhülle ursprünglich vorhanden war oder nicht; man ist in solchen Fällen lediglich auf theoretische Betrachtungen angewiesen.

Außerdem kommen bei der Blütenhülle die Stellungsverhältnisse und die Symmetrieverhältnisse in Betracht, welche weiter unten für die Blüten im ganzen besprochen werden sollen. Namentlich ist darauf zu achten, ob die Blätter der Blütenhülle spiralig (azyklisch) oder in Quirlen (Zyklen) angeordnet sind, ob die Blütenhülle durch mindestens 2 Ebenen in 2 gleiche Hälften zerlegt werden kann (aktinomorphe Blütenhülle), oder ob sie nur durch eine Ebene in 2 gleiche Hälften geteilt wird (zygomorphe Blütenhülle).

III. Die Blütenachse.

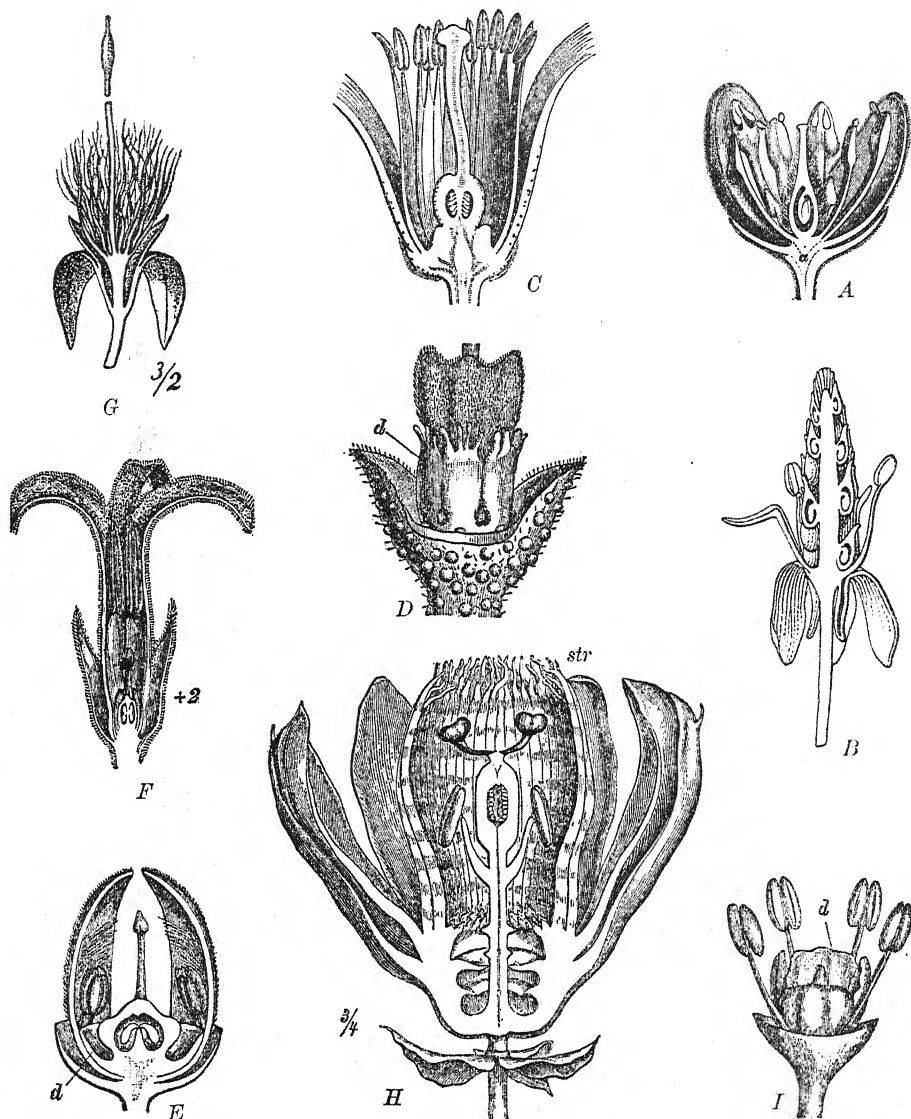


Fig. 6. Verschiedenartige Entwicklung der Blütenachse bei hypogynischer Insertion, d. h. bei Ausgliederung der Kelchb., Blumenb. und Staubb. unterhalb des Stempels oder der Stempel (des Gynäzeums). — A *Cassytha filiformis* L. (Lauraceae), mit gestauchter Blütenachse. — B *Myosurus minimus* L., mit langer Blütenachse, jedoch ohne größere Zwischenräume zwischen den einzelnen Blättern der Blüte. — C *Citrus vulgaris* Risso, mit einem stärker entwickelten Internodium der Blütenachse zwischen den Staubb. (Andrözeum) und dem Stempel (Gynäzeum), welches auch Diskus benannt wird und als Nektar ausscheidendes Organ fungiert. — D *Spiranthera odoratissima* St. Hil. (Rutaceae), ein ebensolcher Diskus mit Ausgliederungen (Effigurationen) am Rande. — E *Cathedra rubricaulis* Miers (Olacaceae), mit hypogynischem, schüsselförmig erweitertem Diskus. — F *Cusparia odoratissima* (Lindl.) Engl. (Rutaceae), mit hypogynischem, becherförmig erweitertem Diskus. — G *Courbonia pseudopetalosa* Brongn. (Capparidaceae), mit sehr großen Internodien zwischen Blütenhülle und den Staubb. (Andrözeum), sowie zwischen diesen und dem Stempel. Der letztere Teil wird auch Gynophor genannt. — H *Passiflora alata* Ait., mit mannigfachster Gliederung der Blütenachse; mit hypogynischer Stellung der Staubb.; aber mit becherförmiger Erweiterung des unteren, die Blütenhülle tragenden Teiles der Achse, außerdem in den Strahlenkranz str, sowie die unten befindlichen Ringe. — I *Agonandra brasiliensis* Miers (Olacaceae). — d bezeichnet überall den Diskus.

Die Gestaltung der Blüte ist in hohem Grade abhängig von der Form, welche die Blütenachse (Receptaculum, Torus) annimmt. In den meisten Fällen ist die Blütenachse verkürzt und kaum stärker als der Blütenstiel, häufig ist sie jedoch scheibenförmig, polsterförmig, bisweilen auch gestreckt und walzenförmig. Während in den meisten Fällen die Blätter der Blüten dicht aufeinander folgen, oder die Internodien zwischen denselben gestaucht sind, sind doch häufig auch zwischen den einzelnen Formationen der Blüte (Blumenkrone, Staubblattformation oder Androeum, Fruchtblattformation oder Gynaeum, auch Gynoeum) größere Zwischenräume vorhanden, namentlich zwischen den Staubblättern und dem Stempel, so daß letzterer von dem verlängerten Achsengliede, dem Gynophor, über die anderen Teile der Blüte \pm emporgehoben wird. Häufig kommt auch die Achse zwischen den »Einfügungsstellen« der Blumenb. und Staubb., sowie auch dieser und des Stempels in Form eines \pm hervortretenden Wulstes (Diskus) zum Vorschein, welcher meist von ausgesondertem Honig stark glänzend erscheint, als Nektarium fungiert und deshalb von Insekten aufgesucht wird; derselbe ist ringförmig, polsterförmig, schüsselförmig, krugförmig usw. Nicht selten dringt er auch in alle Zwischenräume zwischen den Staubb. ein und ist dann gekerbt oder gefurcht; oder er wächst auch zu fadenförmigen oder köpfchenförmigen, mit den

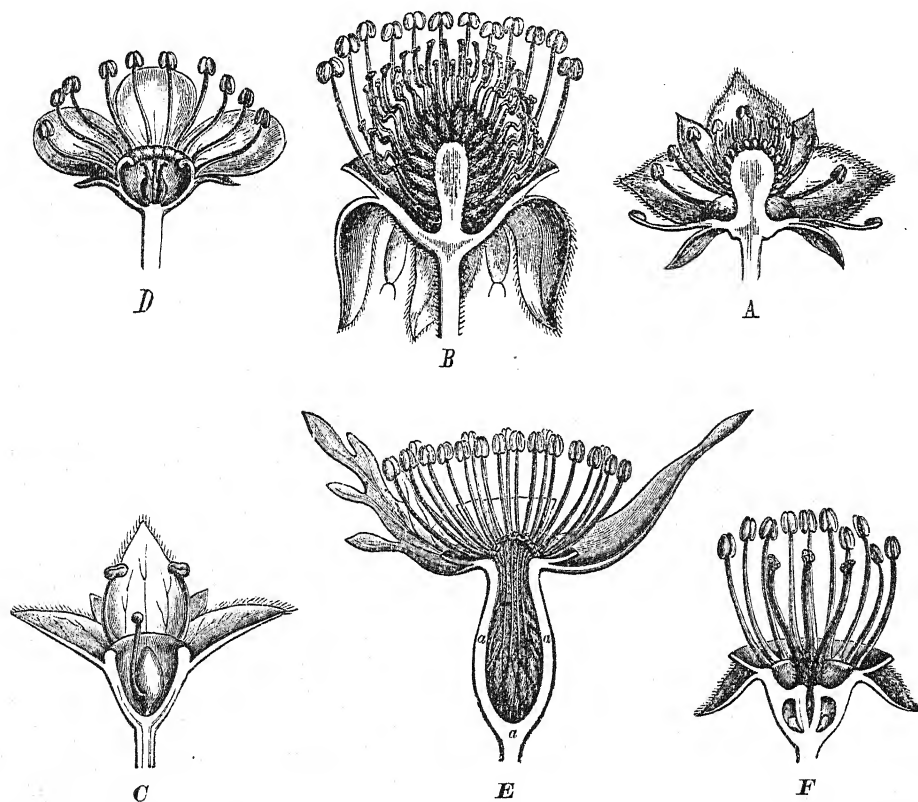


Fig. 7. Beispiele von perigynischer Insertion, sowie Übergänge von der hypogynischen zu der perigynischen und von der perigynischen zu der epigynischen, sämtlich von Rosaceen. — A *Comarum palustre* L., mit noch wenig vertiefter Achse zwischen dem Androeum und Gynaeum. — B *Geum urbanum* L., mit vollkommen perigynischer Insertion. — C *Alchimilla alpina* L., ebenso. — D *Spiraea decumbens* Koch, ebenso; die Blütenachse ist hier auch unterhalb der Staubb. etwas vorgewölbt. — E *Rosa canina* L., die tief ausgehöhlte Blütenachse schließt um die oberen Teile der Griffel dicht zusammen. — F *Pirus malus* L.; die Carpelle sind mit der später fleischig werdenden Achse vereinigt; aus der perigynischen Insertion ist epigynische geworden.

Staubb. abwechselnden Gebilden aus, die man als Drüsen bezeichnet; auch erscheinen diese Effigurationen als Schüppchen, als Strahlen usw., in vielen Fällen sind sie dann auch verkümmerten Staubb. (Staminodien) ähnlich, namentlich wenn dieselben auch zu Honig ausscheidenden Organen, zu Nektarien werden. Bei all diesen Gestaltungen der Blütenachse können die übrigen Teile der Blüte unterhalb des Stempels oder der Stempel stehen; man spricht dann von hypogynischer Insertion.

Andererseits ist die Blütenachse häufig ausgehöhlt oder becherförmig; die Folge davon ist, daß die Achsenspitze am Grunde liegt, während die Teile der Achse, welche sich bei normaler Streckung derselben unter der Spitze befinden würden, sich jetzt über die Achsenspitze erheben, wie man sich leicht vorstellen kann, wenn man sich einen mit Nadeln besetzten Handschuhfinger, welcher eine mit Blättern besetzte Achse vorstellen soll, eingestülpt denkt. Demzufolge müssen auch die fast immer am Ende stehenden Fruchtb. in die Tiefe der Höhlung, dagegen die Staubb., die Kronenb. und Kelchb. mehr an den Rand der Höhlung zu stehen kommen. Hierbei kann nun die Wand der ausgehöhlten Achse von den Fruchtb. durch einen Zwischenraum getrennt sein, und dann ist die Insertion der Staubb. usw. perigynisch. Ist aber die Wand der aus-

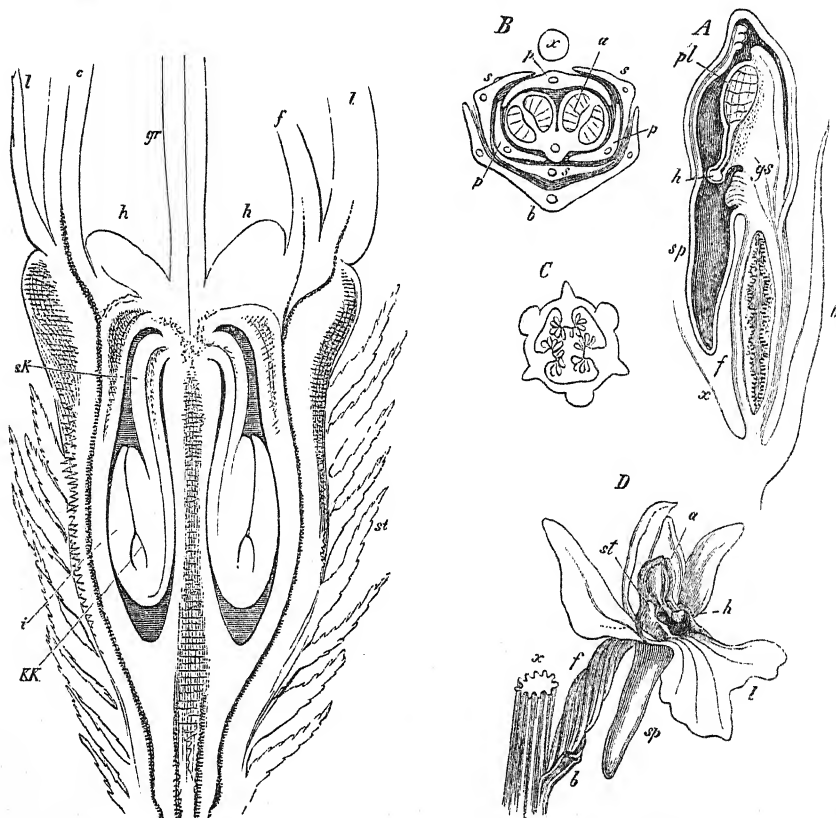


Fig. 8. Beispiele vollkommen epigynischer Insertion. — Links: Längsdurchschnitt durch die Blüte von *Eryngium campestre* L.: *l* Kelchb., *c* Kronenb., *f* Staubfaden, *gr* Griffel, *h* Diskus, *kh* Nucellus der Samenanlage, *i* einfaches Integument derselben. (Nach Sachs.) — Rechts: *Orchis maculata* L.: *A* Längsschnitt durch die Knospe. — *D* die ganze Blüte nach Entfernung eines Blattes der Blütenhülle. Auch hier ist die Blütenachse hohl und mit dem Fruchtknoten von Anfang an vereinigt in die Höhe gewachsen, das eine fruchtbare Staubb. und die Blütenhülle stehen auf ihrem Rande. — *B* Querschnitt durch die Knospe. — *C* Querschnitt durch den Fruchtknoten. — *x* Hauptachse des Blütenstandes; *b* Deckblatt; *s* äußere Blätter, *p* innere Blätter der Blütenhülle, davon das eine *l* das sogen. Labellum mit dem Sporn *sp*; *a* die Anthere des einzigen fruchtbaren Staubb.; *gs* das Gynostemium, Vereinigung von Griffel und Staubfaden; *pl* Pollinarium; *h* Klebscheibe; *f* der unterständige Fruchtknoten. (Nach Sachs.)

gehöhlten Achse mit dem Stempel vereinigt, dann erscheinen die Staubb., Kronenb. und Kelchb. gewissermaßen dem Fruchtknoten aufgesetzt und man bezeichnet ihre Insertion als epigynisch.

IV. Stellungsverhältnisse der Blätter in der Blüte.

Um sich in der Blüte zu orientieren, muß man sich folgende technische Ausdrücke merken:

Mediane ist bei Seitenblüten (solche sind meistens vorhanden) die Ebene, welche wir uns durch die Abstammungsachse und die Blütenachse gelegt denken.

Transversale ist die darauf senkrecht stehende, durch die Blütenachse gelegte Ebene.

Oben oder hinten heißt, was der Abstammungsachse zugekehrt ist, **unten oder vorn**, was von ihr abgekehrt ist.

Symmetrische Blüten heißen diejenigen, welche sich durch mindestens eine Ebene in gleiche Hälften zerlegen lassen; diesen stehen die selteneren **asymmetrischen Blüten** gegenüber. Die symmetrischen Blüten sind:

a. **aktinomorph**, strahlig, mehrseitig-symmetrisch, wenn sie durch mindestens zwei Ebenen in 2 gleiche Hälften zerlegt werden;

b. **zygomorph**, zweiseitig-symmetrisch, wenn sie durch eine Ebene in 2 gleiche Hälften zerlegt werden. Fällt diese Teilungsebene mit der Medianebene zusammen, dann ist die Blüte **median-zygomorph**; der am häufigsten vorkommende Fall. Wenn dagegen die Teilungsebene mit der

Transversalebene zusammenfällt, so ist die Blüte **transversal-zygomorph**. Kommt endlich die Teilungsebene zwischen die beiden genannten Ebenen zu liegen, dann ist sie **schräg-zygomorph**. Eine vollständige Umkehrung der Blüte aus ihrer ursprünglichen Stellung in die entgegengesetzte, wie sie bei den Orchidaceen, *Lobelia* und anderen *Campanulaceae-Lobelioideae* vorkommt, wird als **Resupination** bezeichnet.

Alle solche Stellungsverhältnisse lassen sich am einfachsten durch **Diagramme** klar machen, welche die einzelnen Teile der Blüten mit genauer Wiedergabe ihrer Stellung zueinander auf eine Ebene projizieren. Querschnitte durch junge Knospen am Ende der Blütenachse ergeben oft ohne weiteres ein solches Diagramm. Wenn jedoch die Blütenachse nicht gestaut ist, die Insertion perigynisch oder epigynisch, dann sind auf einem Querschnitt nicht immer alle Teile einer Blüte sichtbar und man muß in dem Diagramm gewissermaßen mehrere Querschnitte kombinieren. Ein Diagramm, welches die Stellungsverhältnisse der Blattgebilde in der Blüte unverändert wiedergibt, heißt ein **empirisches Diagramm**; wenn man dagegen in dem Diagramm gewisse, nicht unmittelbar hervortretende Verhältnisse, wie z. B. die Zusammensetzung einer sympetalen Blumenkrone aus 5 Kronenb. klarzumachen sucht, dann ist dasselbe ein **theoretisches Diagramm**. Zu einem vollständigen Diagramm gehört auch immer die Angabe der Ab-

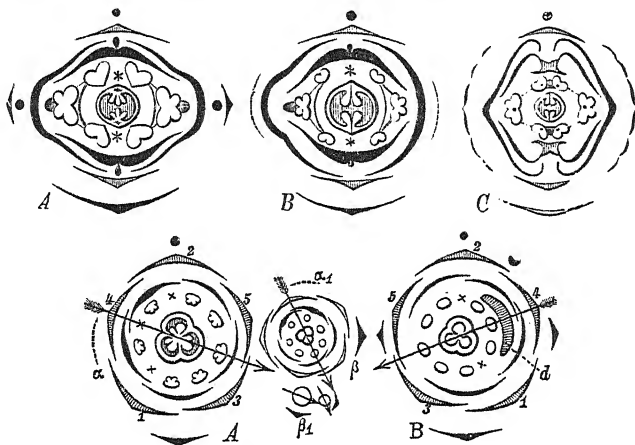


Fig. 9. Beispiele von Diagrammen aktinomorpher und zygomorpher Blüten. — In der oberen Reihe sind A (*Dicentra formosa* [Andr.] DC.) und C (*Hyppocum procumbens* L.) Beispiele für aktinomorphe Blüten, denn die Blüten werden sowohl durch die, auch die Mitte der Tragb. schneidende Medianebene, wie durch die darauf senkrecht stehende Transversalebene in 2 gleiche Hälften zerlegt. — Dagegen ist B (*Corydalis cava* [L.] Schweigg. et Koert.) das Diagramm einer transversal-zygomorphen Blüte. — In der zweiten Reihe sind A (*Aesculus hippocastanum* L.) und B (*Urtica* spec.) Diagramme von schräg zygomorphen Blüten. (Nach Eichler.)

stammungsachse, des Tragblattes der Blüte (Bractea) und ihrer Vorblätter (Prophylla), sofern solche vorhanden sind.

Die umfangreichste und beste Sammlung von Diagrammen findet sich in dem Werke von A. W. Eichler, *Blütendiagramme*, Leipzig 1875 und 1878. Es ist jedoch zu beachten, daß gewisse Diagramme in ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen vollständig übereinstimmend zustande kommen können.

In der Blütenknospe haben die jungen Blattgebilde zueinander eine bestimmte, oft für große Gruppen charakteristische Lage, die man Knospendeckung oder Knospenlage (Aestivatio, Praeefloratio) nennt; dieselbe ist reitend (equitativa), wenn sich die Blätter vollständig decken; klappig (valvata), wenn sie sich gegenseitig berühren; eingefaltet (induplicativa), wenn die sich berührenden Ränder nach innen gebogen sind; dachig, dachziegelartig (imbricata), wenn bei Spiralstellung die Ränder der Blätter übereinander greifen, und zwar — gedreht (contorta), wenn immer der rechte Rand des einen Blattes den linken des benachbarten deckt (rechts gedreht) oder umgekehrt (links gedreht), — fünfschichtig (quincuncial), wenn 5 Blätter einer Blüte genau der $\frac{2}{5}$ -Blattstellung entsprechend sich decken, — cochlear, wenn ein Blatt ganz außen, eines ganz innen liegt, die 3 anderen halb außen, halb innen liegen; hierbei wird die Knospenlage aufsteigend genannt, wenn sich die Teile von unten nach oben, absteigend, wenn sie sich von oben nach unten decken.

Dieselben Stellungsverhältnisse finden sich auch z.T. in Laubblattknospen. Ebenso hat man in den Blütenknospen wie bei den Laubblattknospen auf die Veneration, d. h. auf die Faltung des einzelnen Blattes zu achten; wir nennen dieselbe:

flach gefaltet (duplicativa), wenn das Blatt an der Mittelrippe zusammengefalzt ist; mehrfach gefaltet (plicata), wenn es in zahlreiche Längsfalten gelegt ist; zerknittert (corrugativa), wenn es nach allen Richtungen hin gefaltet ist; eingerollt (involutiva), wenn die Seitenränder nach der Oberseite zu eingerollt sind; zurückgerollt (revolutiva), wenn das Gegenteil stattfindet; zusammenengerollt (convolutiva), wenn das ganze Blatt in einer Richtung eingerollt ist.

In manchen Fällen verhält sich der Blütensproß wie ein Laubsproß mit spiraliger Blattstellung, d. h. sämtliche Blattgebilde der Blüten folgen aufeinander in kontinuierlicher Spirale; so unter den Angiospermen bei den Calycanthaceen. Solche Blüten heißen azyklisch. Häufiger finden wir einen Teil der Blattgebilde in spiraliger Anordnung, und entweder die unteren oder die oberen in Quirlen, deren Glieder in die Lücken eines Teiles der spiralig angeordneten Blätter zu stehen kommen. Solche hemizyklische Blüten finden sich namentlich bei den Ranunculaceen, Magnoliaceen, Nymphaeaceen, einem Teil der Guttiferen (Clusioiden). Die meisten Blüten zeigen dagegen sowohl bei ihrer Entwicklung als im ausgebildeten Zustande Quirle, deren Glieder miteinander alternieren; nur der Kelch, namentlich der 5zählige, kann häufig ebensogut als spiralig, wie als aus 2 Quirlen, einem 2gliederigen und einem 3gliederigen, gebildet angesehen werden. Diese am häufigsten vorkommenden Blüten nennen wir insgesamt zyklische Blüten, wobei es freisteht, die Quirle sich als zusammengezogene Spiralen zu denken.

Die Zahl der Quirle in den zyklischen Blüten ist eine sehr verschiedene, sie schwankt zwischen 1 und 16. Am häufigsten stimmen die Kelchb. und Kronenb. in der Zahl überein, während die Staubb. aus 1 oder 2 gleichzähligen Quirlen bestehen, die Fruchtb. aber in gleicher oder geringerer Zahl vorhanden sind. Solche 4quirlige und 5quirlige (tetrazyklische und pentazyklische) Blüten sind sehr verbreitet und kommen in verschiedenen Verwandtschaftskreisen vor; man darf sich durch diagrammatische Übereinstimmung nicht ohne weiteres zur Annahme naher Verwandtschaft verleiten lassen. Es gibt aber auch Blüten mit Kelchen, welche aus vielen Quirlen (8 bei der Berberidacee *Nandina*) bestehen, und andere, bei denen die Staubblattformation viele Quirle zählt (*Lauraceae*, *Rosaceae*). Die Zahl der Glieder innerhalb eines einzelnen Blütenquirles variiert von 2—30, abgesehen von den durch Spaltung entstandenen Vermehrungen; so gibt es 9—30zählige Quirle bei einzelnen *Crassulaceae*, namentlich *Sempervivum*. Zyklische Blüten mit gleichzähligen oder isomeren Quirlen heißen euzyklisch, mit ungleichzähligen Quirlen heterozyklisch oder heteromer. Diese Heteromerie kann entweder durch nachträgliche Veränderungen

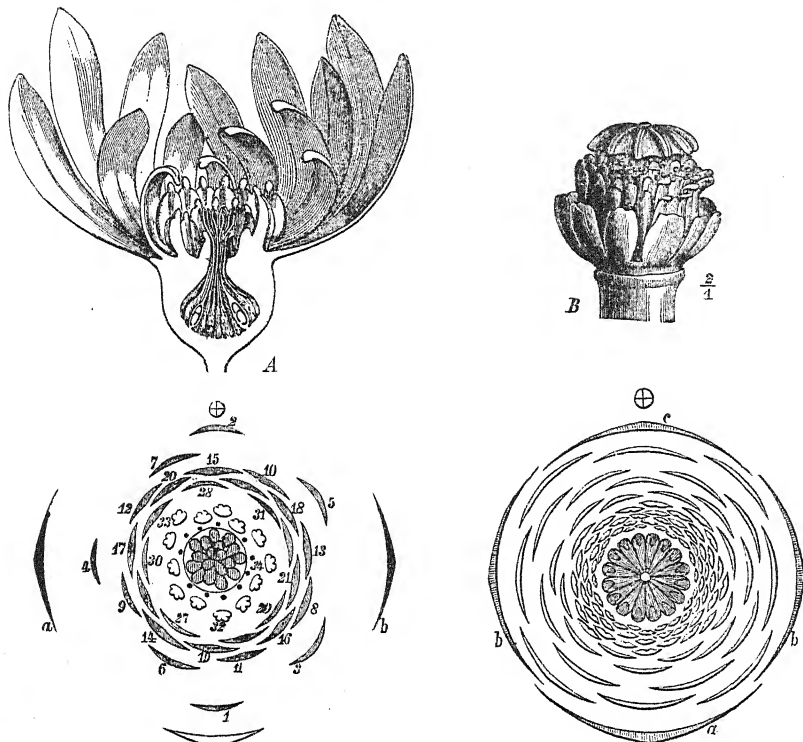


Fig. 10. Beispiele von azyklischen und hemizyklischen Blüten. — A *Calycanthus floridus* L., Blüte im Längsschnitt (nach Baillon), darunter ein Diagramm (nach Eichler), in welchem *a b* die laubigen opponierten Vorb., die Ziffern die Blütentelle nach ihrer Entstehungsfolge bezeichnen. — B *Nuphar pumilum* Sm. nach Entfernung der Kelchb. (nach Caspary); darunter Diagramm der Blüte von *Nuphar luteum* L. (nach Eichler), wo die Carpelle einen Zyklus bilden.

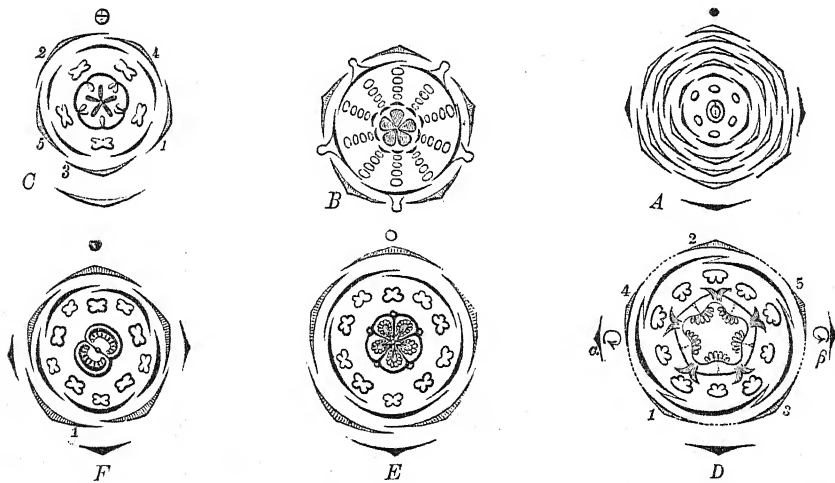


Fig. 11. Beispiele von euzyklischen und heterozyklischen Blüten. — A *Nandina domestica* L. (*Berberidaceae*), heterozyklisch mit oligomerem Fruchtknoten, 7 dreigliedrige Kelchblattquirle, 2 Quirle von Kronenb., 2 Quirle von Staubb. — B *Aquilegia vulgaris* L., euzyklisch, 5gliederig. 1 Quirl Kelchb., 1 Quirl Kronenb., 10 Quirle Staubb., 2 Quirle Staminodien, 1 Quirl Fruchtb. — C *Aldrovandia vesiculosa* L., euzyklisch, haplostemon, 5gliederig. — D *Carica papaya* L. (*Caricaceae*), euzyklisch, diplostemon, 5gliederig. — E *Pirola rotundifolia* L., euzyklisch, obdiplostemon, 5gliederig. — F *Saxifraga granulata* L., heterozyklisch, mit oligomerem Gynäzeum, obdiplostemon.

(Vereinigung, Verdoppelung oder *Dédoublement*, auch unregelmäßige Vermehrung, Verkümmern oder Abort) veranlaßt, oder ursprünglich, typisch sein. Sehr viele große Pflanzenfamilien halten an ihren typischen Zahlen der Blütenteile fest, wie z. B. die Cruciferen, Umbelliferen, Compositen, während andere darin sehr variieren, wie z. B. die Crassulaceen.

Die Glieder der aufeinanderfolgenden gleichzähligen Quirle der Blüten wechseln in der Regel ab, in manchen Fällen aber kommen die Glieder des einen Quirles vor diejenigen des vorangehenden zu stehen, sie sind denselben superponiert, während sie mit denen des nächstfolgenden abwechseln.

Mit Rücksicht auf diese Verhältnisse bezeichnet man von den zyklischen Blüten als: *haplostemon* solche, bei denen typisch nur ein Kreis von Staubb. vorhanden ist, welcher dem der inneren Blütenhülle gleichzählig ist; *diplostemon* solche, welche so viel Staubb. enthalten als beide Kreise der Blütenhülle, wobei jedoch die äußeren Staubb. vor den Kelchb. (*episepal*), die inneren Staubb. vor den Kronenb. (*epipetal*) stehen; *obdiplostemon* solche, welche so viel Staubb. enthalten als beide Kreise der Blütenhülle, wobei jedoch die äußeren Staubb. vor den Kronenb. stehen und die folgenden Quirle sich an diesen Quirl abwechselnd anschließen.

V. Der Kelch (Calyx). — Fig. 12.

Die Kelchb. (*Sepala*) sind meistens grün, manchmal noch deutlich laubblattartig; kommen aber auch gefärbt vor und sind dann blumenblattartig (*petaloid* oder *corollinisch*), wie bei vielen Ranunculaceen. Bisweilen sind die Kelchb. nur wenig entwickelt (*obsoleta*), namentlich sind sie häufig in epigynischen Blüten (s. oben unter III.) nur wenig aus der Blütenachse ausgegliedert, so bei den meisten Umbelliferen, Valerianaceen, Rubiaceen. Wenn die Kelchb. \pm miteinander vereinigt bleiben, so ist der Kelch vereintblättrig (*gamosepalus*), doch ist dieses Verhältnis nicht von solcher Bedeutung für die Systematik, wie die Vereinigung der Kronenb.; auch ist es nicht immer leicht zu entscheiden, ob die Kelchabschnitte (*Laciniae*) am Rande einer ausgehöhlten Achse stehende, freie Kelchb. oder die Enden mehrerer miteinander vereiniger Kelchb. sind. Bisweilen bleiben auch die Kelchb. von Anfang an ganz untereinander vereinigt, so daß der Kelch die übrigen Teile der Blüte in Form eines Sackes umschließt; erst wenn die Kronenb. sich entfalten, spaltet sich der Kelch oder es löst sich sein oberer Teil in Form einer Kappe oder Mütze ab. Der Form nach ist der unterhalb der Kelchabschnitte befindliche Teil, die Kelchröhre (*Tubus*) schüsselförmig (*pelviformis*), glockenförmig (*campanulatus*), röhrenförmig (*tubiformis*), bauchig (*ventricosus*), trichterförmig (*infundibuliformis*), krugförmig (*urceolatus*) usw.; dagegen achtet man beim Kelchsaum (*Limbus*) darauf, ob derselbe gezähnt, gespalten, geteilt, aktinomorph oder zygomorph ist. Nicht gerade selten sind einzelne Kelchb. am Grunde sackig (*saccatus*) oder gespornt (*calcaratus*), wie bei *Aconitum* und *Delphinium*. Wie andere Blattgebilde der Blüte, so können auch die Kelchblätter Nebenblätter entwickeln; diese treten namentlich bei den *Rosaceae-Potentilleae*, z. B. bei der Erdbeere und dem Fünffingerkraut auf. Wo die nebeneinander entstehenden Nebenblattbildungen zweier benachbarten Kelchb. vereinigt bleiben, entstehen außerhalb der eigentlichen Kelchb. vor den zwischen ihnen befindlichen Lücken neue Blattgebilde, welche zusammen als *Außenkelch* bezeichnet werden. Es gibt aber auch *Außenkelche* (z. B. bei Malvaceen, *Dianthus*), welche aus dicht an den Kelch herangerückten Hochb. bestehen. Seiner Dauer nach ist der Kelch schon beim Aufblühen hinfällig (*caducus*), später abfallend (*deciduus*) oder bleibend (*persistens*). Letzterer wächst bisweilen weiter, wie bei der Olacacee *Heisteria*, bei den *Dipterocarpaceae*, bei vielen *Anacardiaceae*, und bildet sich so zu einem Flugapparat aus; auch kann er wie bei *Trapa*, der Wassernuß, verholzen und an der Fruchtbildung teilnehmen. Recht eigenartig ist der Kelch der großen Blüten von *Dillenia indica*, dessen Sepalen sich zu dicken fleischigen, die eigentliche Frucht einschließenden Hüllen entwickeln. Nachträglich entwickelt sich auch aus dem Saume des Kelches, z. B. bei den Valerianaceen und Compositen, ein sogenannter *Federkelch* (*Federkrönchen*, *Pappus*); er ist entweder sitzend oder durch die Verlängerung des oberen Kelchteiles gestielt. Übrigens können sich aber auch solche als

Flugapparate und Verbreitungsmittel dienende Haare an der Blütenachse entwickeln, wie z. B. bei *Typha*. — Wie alle Teile der Blüten können auch die Kelchb. zu Trägern von Honig abscheidenden Organen, von Nektarien, werden; dies ist besonders in hohem Grade in der Familie der *Malpighiaceae* der Fall, wo außen an den Kelchb. entweder sitzende oder gestielte Honigdrüsen entwickelt werden (Fig. 12 G).

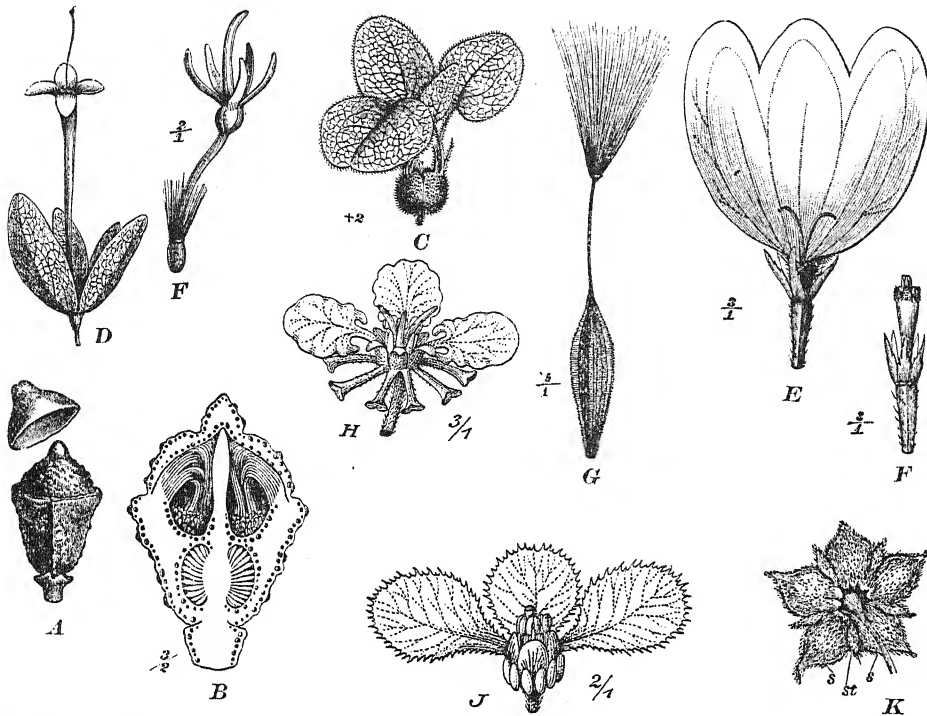


Fig. 12. Beispiele für die verschiedenartige Entwicklung des Kelches. — A, B *Eucalyptus globulus* Labill. (*Myrtaceae*). A Der obere Teil des Kelches löst sich in Form einer Mütze von dem unteren Teil los. B Längsschnitt einer Knospe mit dem von der Blumenkrone gebildeten Innendeckel. — C, D Kelch mit mächtiger Entwicklung des Saumes bei C *Cruckshanksia hymenodon* Gay (*Rubiaceae* aus den Anden von Chile, von den 5 Kelchabschnitten sind 4 mit Stiel und Spreite versehen) und D *Dirichletia insignis* K. Schum. (*Rubiaceae* aus Madagaskar). — E, F *Riddellia tagetina* Nutt. (*Compositae-Helenioideae*). E Randblüte, F Scheibenblüte, Kelch mit deutlich entwickelten Abschnitten. — G *Lactuca virosa* L., *Achaenium* mit „gestieltem“ Pappus. — H *Dinemandra glauca* Baill. (*Malpighiaceae* aus Chile), mit gestielten Honigdrüsen an den Kelchb. — I *Gaudichaudia congestiflora* Juss. (*Malpighiaceae*), mit je 2 sitzenden Honigdrüsen an den Kelchb. — J *Gaudichaudia congestiflora* Juss. (*Malpighiaceae*), mit je 2 sitzenden Honigdrüsen an den Kelchb. — K *Comarum palustre* L., der Kelch von der Rückseite; s die Kelchb., st aus der Vereinigung von je 2 Nebenblättern entstanden, stellt ein Blättchen des Außenkelches dar.

VI. Die Blumenkrone (Corolla).

In der Regel sind die Kronenb. zarter als die Kelchb., meist mit papillösem Epithel versehen und ohne Spaltöffnungen; sie sind entweder farblos (weiß) oder bunt, nur selten grün, die gelbe Färbung wird in der Regel durch Chromatophoren, welche *Anthoxanthin* oder *Blumengelb* enthalten, bedingt, während die rote und blaue Färbung von dem im Zellsaft enthaltenen *Anthocyan* herrührt, welches bei saurer Reaktion des Zellsaftes rot, bei alkalischer blau wird. Was von den Vereinigungen der Kelchb. gilt, gilt auch von denen der Kronenb. Auf die *Sympetalie*, *Choripetalie*, *Apetalie*, den *Aktinomorphismus*, *Zygomorphismus* ist schon in dem Abschnitte II. hingewiesen worden. Im übrigen können die Kronenb. sich noch mannigfacher gestalten als die Kelchb., doch lernt man diese Verhältnisse besser allmählich aus dem Studium der einzelnen Familien kennen. Nur darauf sei hingewiesen, daß die Kronenb. sich nicht selten in einen unteren schmalen Teil, den *Nagel* (*unguis*), und in einen

oberen Teil, die Platte (lamina), gliedern. Am Grunde der Platte finden sich bisweilen Ligulargebilde, welche eine Art Nebenkrone (paracorolla) zusammensetzen (Fig. 13). Die größte Umgestaltung erfahren die Blumenb., wenn sie die Funktion von Nektarien übernehmen. Vom kleinen Honigrübchen am Grunde des Kronenb. bis

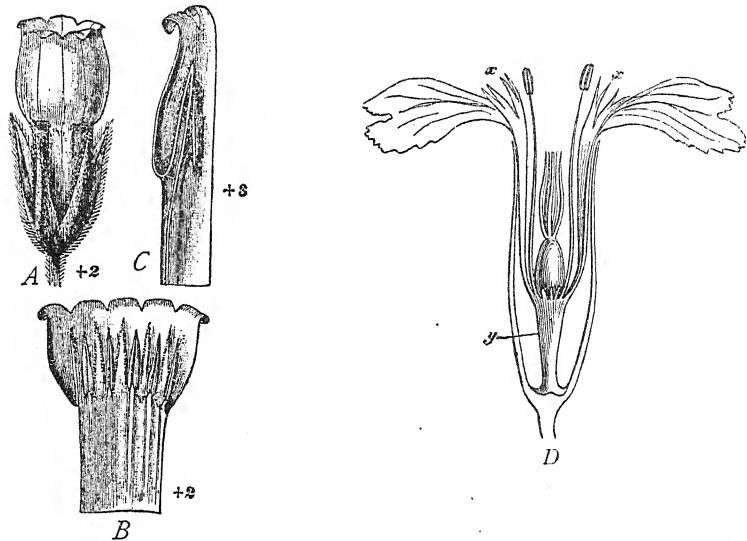


Fig. 13. A—C *Symphytum officinale* L. A Blüte; B dieselbe im Längsschnitt aufgerollt, die Hohlscuppen zwischen den Antheren zeigend; C eine Hohlscuppe im Längsschnitt. (Nach Glück.) — D Längsschnitt der Blüte von *Lychnis flos Jovis* (L.) Desr.; y verlängertes Achsenglied zwischen Kelch und Corolle; x Ligulargebilde der Kronenblätter vor der Platte. (Nach Sachs.)

zur stumpfen Aussackung und bis zur langen Spornbildung finden sich alle Übergänge in verschiedenen Familien. Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die Ranunculaceen (s. daselbst).

VII. Die Staubblätter (Stamina, Mikrosporophylle) und das Andrözeum.

Die Gesamtheit der Staubblätter einer Blüte wird Andrözeum genannt.

Bei den meisten Staubb. können wir, bevor sie sich öffnen, 4 hervortretende Wülste wahrnehmen, welche sich zu Behältern männlicher Keimzellen, zu Pollenfächern (Loculi) entwickeln; den Teil des Staubb., welcher die Wülste trägt, nennt man Anthere, den darunter befindlichen, häufig fadenförmigen Teil den Staubfaden (Filamentum). Zwei der Fächer sind entweder nur in der Jugend oder auch noch später die vorderen, zwei die hinteren; je ein vorderes und ein hinteres bilden eine Antherenhälfte (Theca). Der zwischen den beiden Hälften liegende Teil heißt das Mittelband (Connectiv); dasselbe kann bisweilen eine sehr bedeutende Ausdehnung erlangen. Die deutsche Bezeichnung Staubbeutel wird in verschiedenem Sinne gebraucht, bald auf die ganze Theca, bald auf die einzelnen Fächer der Theca angewendet. Bisweilen kommt es vor, daß die beiden Fächer einer Theca miteinander verschmelzen (z. B. bei Orchidaceen, Malvaceen usw.), so daß scheinbar nur 2 Fächer vorhanden sind; in einzelnen Fällen verschwinden auch die Grenzen zwischen den beiden Thecis, und es ist die ganze Anthere einfächerig (*Arisarum*, einzelne Arten von *Clusia*). Andererseits werden auch bei manchen Pflanzen die Antheren quer geteilt, und so entstehen vielfächerige Antheren (z. B. bei der Mimosengattung *Parkia*, bei *Rhizophora*, der Myrsinacee *Aegiceras* und bei vielen Loranthaceen). Während häufig die beiden hinteren Fächer nach außen, die beiden vorderen Fächer nach innen gekehrt sind, erfolgt bisweilen eine solche Ausdehnung der Rückseite, daß beide Antherenhälften mit ihren Fächern ganz nach innen gekehrt werden (Antherae introrsae), wie bei den Orchidaceae; umgekehrt werden andere Antheren, z. B. die der Iridaceae und mancher Liliaceae, durch starke Ausdehnung der Vorderseite zu »An-

therae extrorsae». Während die Thecae der meisten Antheren mit einer Längsspalte aufspringen, öffnen sich einzelne durch Querspalten, viele durch Löcher an der Spitze (Antherae biporosae), noch andere durch Klappen. Was die Form der Antheren betrifft, so gelten für dieselben im allgemeinen die nämlichen Bezeichnungen, wie für andere Blattgebilde; auffällige Gebilde sind die sogenannten zweihörnigen Antheren mit 2 hornförmigen Fortsätzen (z. B. bei vielen Ericaceen), die labyrinthförmigen Antheren der Cucurbitaceen, mit schlangenförmig gewundenen Thecis u. a. Wichtig ist die sogenannte »Anheftung« der Anthere an dem Staubfaden, viel wichtiger die Abgliederung der Anthere von demselben; sie heißt aufliegend (incumbens), wenn sie scheinbar mit einer Seite dem Ende

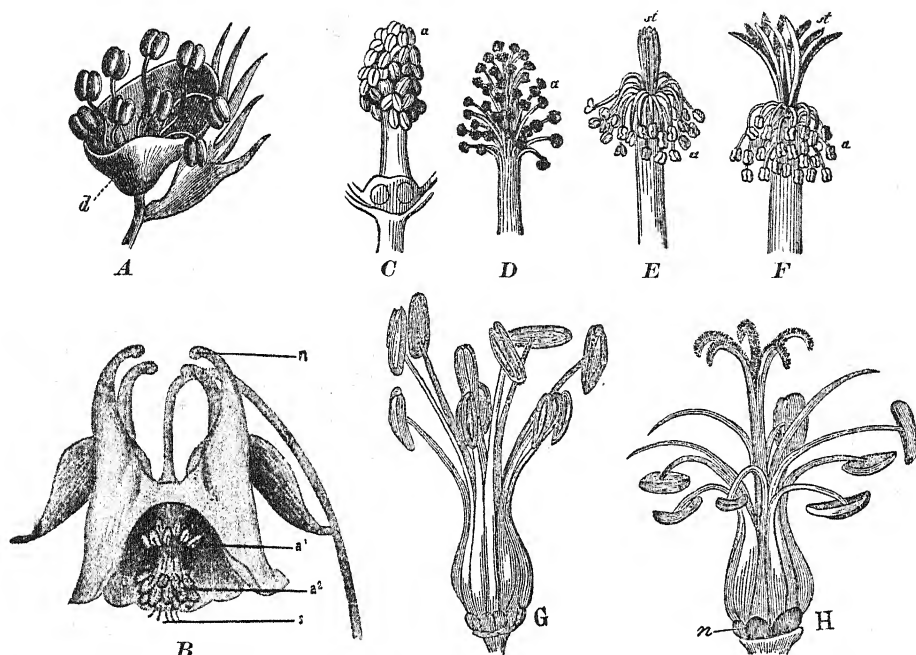


Fig. 14. Beispiele der Andrözeen einiger Blüten. — A *Populus tremula* L. Tragblatt mit Blütenhülle (welche früher als becherförmiger Diskus angesehen wurde) und Andrözeum. — B *Aquilegia vulgaris* L. Blüte nach Entfernung dreier Kelchb. und eines Kronenb., das Andrözeum zeigend. — C–F *Malva silvestris* L. C Junges Andrözeum in der Knospe. D Das Andrözeum zur Zeit der Pollenreife. E, F Dasselbe nach der Verstäubung in der zuletzt weiblich gewordenen Blüte. — G, H Andrözeum der dichogamen Blüte von *Geranium silvaticum* L., G im männlichen Stadium der Blüte, H im weiblichen Stadium derselben. (B–H nach Herm. Müller.)

des Trägers horizontal aufliegt, wie bei einem schildförmigen Blatt die Spreite dem Blattstiel »aufsitzt«; die Anthere heißt beweglich (versatil), wenn sie mit fast nur einem Punkte ihrer Mitte der Spitze des Staubfadens aufsitzt; sie heißt angewachsen (adnat), wenn sie scheinbar mit einer Seite der Endfläche des Staubfadens angewachsen ist. Sitzend wird die Anthere genannt, wenn die Staubbeutel von der Basis des Staubb. ausgehen und kein deutliches Filament vorhanden ist; auch können die Staubb. nach unten über ihre Insertion hinaus verlängert sein und sind dann gespornt (*Viola*, Fig. 15 L).

Wie die Laubb., Hochb. und Kelchb. sich verzweigen, so kann dies auch bei Staubb. eintreten. Zunächst kann ein Staubb. sich oben in 2 Schenkel spalten, von denen jeder eine Antherenhälfte trägt, z. B. bei *Betula*, ferner können am Grunde eines Staubb. nebenblattähnliche Bildungen entstehen (so z. B. bei *Allium* und namentlich den *Lauraceae*, Fig. 15 V). Es können aber auch die Spaltungen der Staubb. viel weiter gehen; dieselben können auch handförmig und fiederig verzweigt sein; es können ferner die Auszweigungen entweder in einer Ebene liegen oder büschelförmig angeordnet sein, so daß es scheint, als seien mehrere Staubb. miteinander verbunden. Hierbei können die Auszweigungen der Staubb.

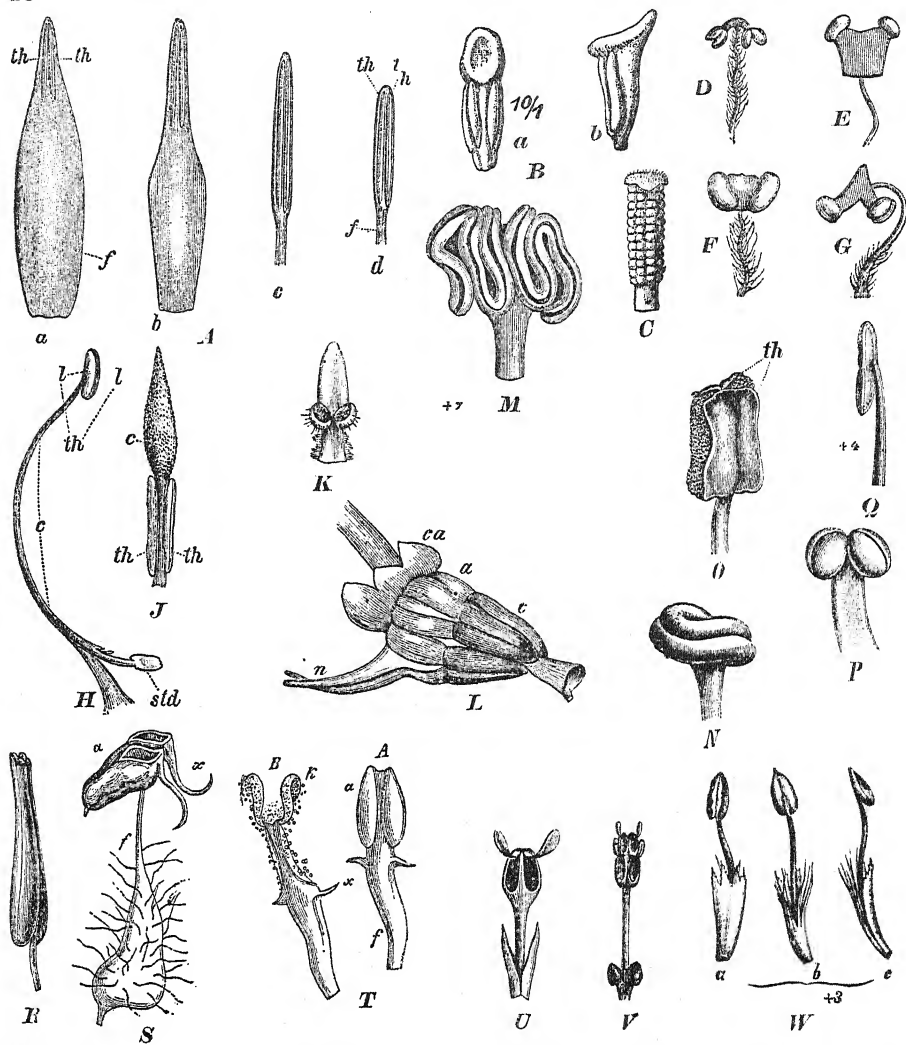


Fig. 15. Beispiele verschiedener Staubh. (Stamina) zur Illustration der Entwicklung des Staubfadens, des Connectivs, der Antheren und ihres Aufspringens. — Überall *f* = Staubfaden, *th* = Theca oder Antherenhälfte, *l* = Fach, *c* = Connectiv. — *A* *Nymphaea Amazonum* Mart. et Zucc., Staubh. aus derselben Blüte in nat. Gr. zeigen den Übergang von blumenblattartigen Staubh. zu solchen mit schmalereem Staubfaden und längeren Antheren. Mit der Vergrößerung des der Fortpflanzung dienenden Teiles geht hier die Verkümmernng des vegetativen Teiles Hand in Hand. — *B* *Unona Millenii* Engl. et Diels mit halb seitlich stehenden Thecis, *a* von hinten, *b* von der Seite. — *C* *Xylopia arthropica* (Dun.) A. Rich. Staubh. mit extrorser Anthere und quergegliederten Loculis. — *D* *Tradescantia virginica* L.; *E* *Campelia zanonii* Humb., Bonpl. et Kunth; *F* *Spironema fragrans* L.; *G* *Tradescantia virginica* L.; *H* *Salvia floribunda* Brongn., mit ungemein ausgedehntem Connectiv; außerdem ist hier nur eine Theca entwickelt, die andere Theca ist abortiert, staminodial geworden. — *I* *Unona odorata*, mit bedeutender Verlängerung des Connectivs über die seitlich stehenden Thecae hinweg. — *K* *Humiria balsamifera* Aubl., Anthere mit kurzen Thecis und verlängertem Connectiv. — *L* Das ganze Androeum von *Viola pinnata* L., die einzelnen Staubh. mit nach innen (vorn) gewendeten Thecis; alle sitzend, mit oberem Connectivanhang, 2 mit Spornanhang. — *M* *Columellia oblonga* Ruiz et Pav., mit gewundenen Thecis und breitem Connectiv, mit sehr kurzem Staubfaden. — *N* *Arisarum vulgare* Targ-Tozz., mit quer verlaufenden und untereinander vereinigten Thecis. — *O* *Aquilegia vulgaris* L. zeigt die Vereinigung der beiden Fächer jeder Theca; das Connectiv ist nur schwach entwickelt. — *P* *Calla palustris* L., mit kugeligen Thecis (didymere Anthere) und verkümmertem Connectiv. — *Q* *Monarda fistulosa* L., mit verkümmertem Connectiv. — *R* *Solanum*, die beiden Thecae mit Poren sich öffnend. — *S* *Arbutus andrachnoides* Link; Anthere beweglich, Thecae mit Poren aufspringend und gespornt. — *T* *Berberis aquifolium* L., jede Theca mit einer Klappe sich öffnend. — *U* *Atherosperma*, Staubfaden mit Nebenblattbildung und jede Theca mit einer Klappe aufspringend. — *V* *Sassafras variifolium* (Salisb.) O. Ktze., Staubfaden mit Nebenblattbildungen; jede Theca mit 2 Klappen aufspringend. — *W* *Bulnesia Schickentzii* Hieron. (*Zygophyllaceae*), Staubh. mit Nebenblattbildungen von vorn, von hinten und von der Seite. — (*A* nach Caspary; *S*, *T* nach Sachs, *D*–*G* nach Schönland.)

entweder einzelne Thecae (z. B. bei *Althaea* und anderen Malvaceen) oder vollständige Antheren mit 2 Thecis tragen. Die Entscheidung darüber, ob man es mit geteilten Staubb. oder mit Vereinigungen von Staubb. zu tun hat, ist aber nicht immer mit Sicherheit zu fällen. Bei *Hypericum perforatum* L. (Fig. 16 A) zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß in dem jungen Andrözeum 3 sogenannte Primordialhöcker vorhanden sind, welche sich später reichlich verzweigen. Nun gibt es aber andere Arten von *Hypericum* mit vollkommen getrennten Staubb.; dasselbe ist auch bei *Ascyrum* der Fall; es kommen ferner bei den derselben Familie der *Guttiferae* zugehörigen Gattungen *Ochrocarpus* und *Garcinia* ganz zweifellose Vereinigungen von Staubb. vor, welche den »verzweigten Staubb.« sehr ähnlich sehen; wenn daher auch der Augenschein der Entwicklungsgeschichte dafür spricht, daß bei *Hypericum* einfache Staubblattanlagen sich verzweigen, so ist es trotzdem mehr als wahrscheinlich, daß bei den Vorfahren dieser Pflanzen an Stelle jedes einzelnen Höckers



Fig. 16. Beispiele von Spaltungen und von Vereinigungen von Staubb. — A *Hypericum perforatum* L. Entwicklung der Staubblattbündel. I Mittlerer Teil aus einer jungen Knospe; f Anlage des Stempels; a die 3 Staubblattbündel mit ihren als Höcker auftretenden Staubblattanlagen. II Ähnliches Stadium der Entwicklung wie in I, aber von der Seite gesehen. III Weiter vorgerücktes Stadium mit Teilen der Kelchb. s und der Kronenb. p. — B *Calothamnus* spec. (*Myrtaceae*), Längsschnitt einer Blüte, s Kelchb., p Kronenb., st Staubblattbündel, auch bisweilen als Staubb. mit fiederiger Verzweigung aufgefaßt, f Fruchtknoten, g Gr. — C *Ricinus communis* L. ♂ Blüte im Längsschnitt, zeigt reich verzweigte Staubb.; f die Staubfäden, α einzelne Theca. (Nach Sachs.)

zahlreiche Staubb. entstanden, welche sich vereinigten und bei den späteren Generationen auch immer mehr vereinigt aus der Blütenachse hervortraten. In wie mannigfacher Weise die Vereinigung von Staubb. vor sich gehen kann, ist aus Fig. 17 ersichtlich. Entweder die Staubfäden oder die Antheren oder auch die ganzen Staubb. können sich untereinander vereinigen; die Vereinigungen der Staubfäden werden als Adelphien bezeichnet. Je nachdem die Staubfäden mehrere, 2 oder 1 Bündel bilden, heißt das Andrözeum polyadelphisch, diadelphisch, monadelphisch, welche Verhältnisse Linné bei der Aufstellung einiger Klassen seines künstlichen Systems (XVIII, XVII und XVI) verwertete. Andererseits können die Staubfäden frei bleiben, aber die Antheren eines Andröziums sich untereinander vereinigen; ein solches synantheres Andrözeum kommt bekanntlich den Compositen fast durchgehends zu und ist das Merkmal der XIX. Klasse des Linné'schen Systems. Sodann können aber auch die ganzen Staubb. konsoziiert oder vereinigt sich entwickeln; bei *Cucurbita* (Fig. 17 H) und anderen Kürbisgewächsen vereinigen sich je 2 Staubb. miteinander. Es können aber auch sämtliche Staubb. eines Andröziums sich untereinander vereinigen (Fig. 17 J, K, L); das dadurch entstehende Gebilde wird Synandrium genannt. Hierbei können entweder die Thecae der einzelnen Antheren getrennt bleiben oder sie können auch untereinander vereinigt sein, wie bei der Cucurbitacee *Cyclanthera*, deren Synandrium (Fig. 17 J) dem aus 3 Staubblättern mit horizontalem Spalt zusammengesetzten von *Phyllanthus cyclanthera* ähnlich ist, aber 2 ringförmige, zuletzt zusammenfließende Pollenfächer besitzt.

Wie unter sich, können die Staubb. auch mit den Blättern der Blütenhülle oder mit dem Stempel vereinigt sich aus der Achse ausgliedern und nur ein freies Antherenende besitzen; namentlich das erstere ist sehr häufig der Fall; die Entwicklungsgeschichte läßt hierbei häufig gar nicht erkennen, daß die Antheren und der benachbarte Abschnitt der Blütenhülle verschiedenen Blättern angehören, sie erscheinen vielmehr als Teile eines Blattes.

Staminodien. Sehr wesentliche Umgestaltungen werden häufig in dem Andrözeum dadurch herbeigeführt, daß die Blattgebilde, in welchen ursprünglich Sexualzellen

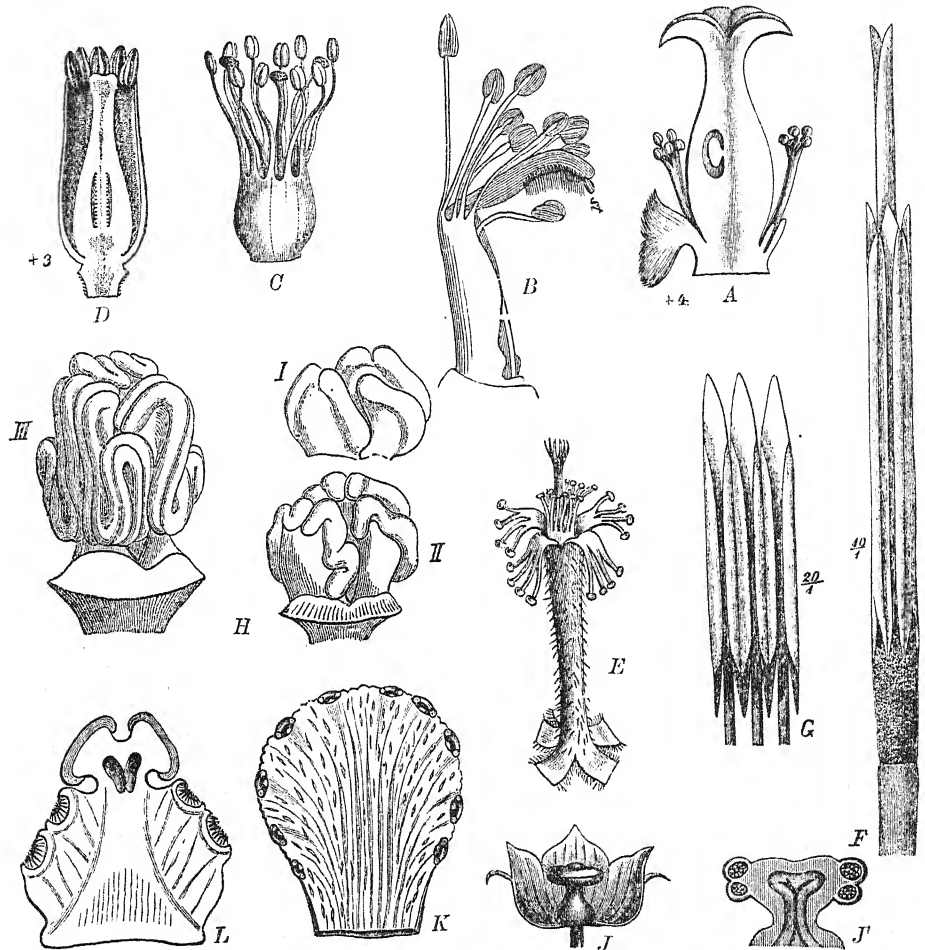


Fig. 17. Beispiele von Vereinigungen von Staubb. In A–E Vereinigung von Staubfäden, in F, G Vereinigung der Antheren, in H–K Vereinigung der ganzen Staubb. — A *Garcinia Vilersiana* Pierre (*Guttiferae*); bei anderen Arten der Gattung *Garcinia* kommen rings um den Stempel verteilte freie Staubb. vor, andererseits auch Vereinigungen derselben zu Bündeln; es kann in diesem Falle von verzweigten Staubb. nicht die Rede sein, selbst wenn an den den einzelnen Bündeln entsprechenden Höckern die Anlagen für die einzelnen Staubb. sich erst später zeigen sollten; Beispiel für Polyadelphie. — B *Pisum sativum* L., Beispiel für diadelphisches Andrözeum; 9 Staubb. vereinigt, das 10. frei. — C, D, E Beispiele für monadelphische Bündel. — C *Erythroxylon coca* L. — D *Chukrasia tabularis* Juss. (Meliac.) — E *Sidalcea candida* A. Gr. — F *Silybum Marianum* (L.) Gärtn. — G *Pluchea odorata* Cass. — H *Cucurbi tapepo* L., zeigt 3 aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung; je 2 Staubb. haben sich untereinander vereinigt. — J, J' *Cyclanthera pedata* Schrad.; die Staubb. zu einem die Achse abschließenden schirmförmigen Körper vereinigt. — K *Clusia eugenioides* Planch. et Linden. — L *Clusia Planchoniana* Engl.; die Längsschnitte durch diese beiden Andrözeen oder Synandrien zeigen die vollständige Vereinigung. Bei K sind die Thecae einer Anthere untereinander vereinigt und jede Anthere öffnet sich am Scheitel mit einer kreisförmigen Spalte; das Connectiv bleibt als Mittelsäulchen zurück. Bei L ist die Anthere durch zahlreiche Radialfaltungen vielfacherig geworden. (K, L nach Planchon und Triana.)



Fig. 18. Beispiele für Verkümmierungen von Staubb. oder für Umwandlung derselben in Staminodien.
 — A *Cassia hirsuta* L., Längsschnitt der Blüte, zeigt eines der vorderen ausgebildeten Staubb., darauf folgen 3 kleinere Staubb. nach hinten und zuletzt ein Staminodium (std). — B *Cassia leiandra* Benth. zeigt, wie die hinteren Staubb. in ihrer Entwicklung gegen die vorderen zurücktreten. — C Diagramm von *Cassia bacillaris* L. fil., zeigt die Verteilung von 7 Staubb. und 3 Staminodien in der Blüte. — D Blüte von *Commelina bengalensis* L., in welcher die 3 hinteren Staubb. zu Staminodien geworden sind. — E, F Andrözeum von *Cochlostema odoratissimum* Lemaire (*Commelinaceae*), mit dem Gynöceum; bei E sind die 3 Staminodien (std) noch nicht erheblich kleiner als die jungen Staubb.; in F dagegen haben sich die 2 seitlichen Staubb. erheblich vergrößert, indem sich die Staubfäden seitlich über die jetzt gewundenen Antheren hinaus flügelartig verlängerten. — G *Lopezia coronata* Andr. (*Onagraceae*); ein Staubb. ist in ein löffelförmiges blumenblattartiges Staminodium (std) umgewandelt; gr der Griffel; n Nektarium an einem Kroneub. — H Stück eines Blütenstandes von *Schismatoglottis rupestris* Zoll. et Moritz (*Araceae*), unterwärts ♀ Blüten mit 1–3 Staminodien, in der Mitte rudimentäre Blüten mit 1–4 Staminodien, oben ♂ Blüte mit fruchtbaren Staubb. — J ♀ und ♂ Blüte von *Spathicarpa sagittifolia* Schott, links eine ♂ Blüte, ein Synandrium, rechts eine ♀ Blüte, bestehend aus einem Pistill und den dasselbe umgebenden Staminodien. — K Blüte von *Pilea lucens* Wedd. (*Urticaceae*) mit 3 blumenblattartigen Staminodien. — L *Clusia insignis* Mart., ♂ Blüte; zahlreiche Staubb. sind mit ihren Staubfäden untereinander vereinigt; die mittleren jedoch sind zu Staminodien geworden und zu einem kugeligen, reichlich Harz enthaltenden Körper vereinigt. — M *Clusia nemorosa* G. F. W. Meyer; Mantel von Staminodien um das Gynöceum der ♀ Blüte, die äußeren Staminodien schmal und spitz, die inneren stumpf und untereinander vereinigt. — N *Clusiella elegans* Planch. et Triana, ♀ Blüte; die Staminodien von ungleicher Höhe, untereinander zu einem Mantel vereinigt, bei a die zu Harz ausscheidenden Organen umgewandelten Anlagen der Antheren. — O *Clusia minor* L.; ♀ Blüte; vollständige Vereinigung der Staminodien zu einem Mantel, an dem hier und da noch Spuren der Thecae auftreten.

angelegt wurden, bei den Nachkommen derselben Pflanze steril werden. Solche steril gewordene Staubb. heißen *Staminodien*. Sehr oft unterscheiden sie sich nur wenig von normalen Staubb., manchmal nur dadurch, daß die männlichen Keimzellen (der Pollen) nicht keimfähig werden; in anderen Fällen kommt es gar nicht erst zur Anlage von Pollenfächern, in noch anderen wird die Staubblattanlage zu einem Kronenb., oder sie übernimmt die Funktion eines Nektariums und erfährt eine dieser Funktion entsprechende Umgestaltung (*Parnassia*). Dabei können diese Staminodien sowie die fertilen Staubb. teils unter sich, teils mit anderen Blattgebilden der Blüten Vereinigungen eingehen. So wie die Staubb. Synandrien bilden, so bilden die Staminodien auch *Synandrodien* (besonders auffallend bei den *Araceae-Aroideae-Asterostigmatheae* und *Colocasioideae*). Aus der Entwicklungsgeschichte der Staminodien kann man nur in den verhältnismäßig seltenen Fällen, in denen es noch zur Anlage von Antheren kommt, darauf schließen, daß sie bei den Vorfahren derselben Pflanze durch fruchtbare Staubb. vertreten waren; sie entwickeln sich eben in manchen Fällen genau wie Kronenb., in anderen wie Wucherungen der Blütenachse. Dagegen geben die Stellungsverhältnisse und der Vergleich mit den Stellung nach entsprechenden Gebilden bei verwandten Pflanzenformen häufig zuverlässige Hilfsmittel zur Erkenntnis der ursprünglichen Natur dieser Blattgebilde, d. h. zur Erkenntnis ihrer Abstammung (bildlich gesprochen) von Staubb. Auf eine ausführlichere Darstellung der Staminodialbildungen soll hier verzichtet werden, da dieselben besser bei den einzelnen Familien der Angiospermen besprochen werden. Allgemein zusammenfassende Darstellungen findet man in folgenden Schriften: *Warming*, Untersuchungen über Pollenbildende Phylome und Kaulome, in *Hansteins Botanische Abhandlungen*, II. Bd. 2. Heft, Bonn 1873. — *J. F. Müller*, Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte und umgebildete Sexualorgane, *Flora* 82. Bd., 1896. — *C. Schwarze*, Vergleichende entwicklungsgeschichtliche und histologische Untersuchungen reduzierter Staubb., in *Pringsheims Jahrbücher f. wiss. Bot.* LIV (1914) 189—242. Letzterer teilt die reduzierten Stamina in 3 Gruppen wie folgt: 1. In der jungen Anlage treten überhaupt keine Zellteilungen oder nur wenige auf (Beispiel *Gratiola officinalis*). 2. Das reduzierte Staubb. enthält ein Leitbündel und zeigt in der oberen Hälfte der Organanlage eine regellose Zellteilung, die zur Entstehung eines keuligen Gebildes führt (Beispiel *Linaria cymbalaria*, *Antirrhinum majus*). 3. Es kommt zur äußeren Ausbildung einer Anthere mit subepidermalen Elementen, wie Endothecium, doch fehlen Archespor und Tapetum (Beispiel *Schizanthus*, *Maurandia*, *Melandryum*, *Salpiglottis*). Diese Staminodien »stellen die inneren Merkmale langsamer innerer Veränderungsvorgänge im Plasma dar, und zwar vererbbarer Veränderungen des Plasma der Elemente des Blütenbodens und der Staubblattböcker in bezug auf ihre Fähigkeit, diese Organe in normaler Weise zur Ausbildung zu bringen. Durch stete Zunahme dieses Unvermögens endet alsdann diese Erscheinung, wenn man von den etwa im Laufe dieses Vorganges eintretenden Umbildungen absieht, mit dem Abortus, mit dem völligen Verschwinden des Organs aus dem Staubblattkreise. Welche Ursachen jedoch diese Veränderungen des Plasma herbeiführen, vermögen wir nicht zu sagen.« Im Gegensatz zu diesen reduzierten Staminodien stehen die durch stärkere Flächenentwicklung und ± korollinische Ausbildung ausgezeichneten *petaloiden Staminodien*. Wir finden solche normal in den Familien der *Zingiberaceae* und *Marantaceae*. Aber auch ein großer Teil der sogenannten gefüllten Blüten entsteht durch Umwandlung der Staubb. in Kronenb., wiewohl dieselben auch anderweitig (durch Spaltung von Kronenb. durch Vermehrung von Kronenb. usw.) zustande kommen. In den gefüllten Blüten erster Art findet man auch sehr häufig aus Staubblattanlagen hervorgegangene Blattgebilde mit 4flügeligen Blattspreiten. Diese metamorphosierten Bildungen haben *A. Braun* (Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen, in *Monatsschrift der Kön. Ak. d. Wiss. zu Berlin*, 1876 p. 344, 345) zu der Annahme veranlaßt, daß die 4 Pollensäcke einer Anthere nicht einer einfachen, sondern einer durch Emergenz verdoppelten und dadurch 4flügeligen Blattspreite angehören, die 2 vorderen den Emergenzflügeln, die 2 hinteren den Blattflügeln; es sollen dabei die vorderen (mittleren) Pollensäcke auf der unteren Fläche der Emergenzflügel (welche ihre Bauchfläche ist) liegen, beide Pollensäcke einer Hälfte also gegeneinander gekehrt sein. Fig. 19 zeigt, wie leicht eine solche Auffassung entstehen kann.

Die so häufig vorkommende Umbildung der Staubb. in 4flügelige Blätter läßt sich auf folgende Weise leicht erklären. In den Staubb. beginnt die tangential Teilung der Zellen der ersten

Perilemschicht sehr früh, oft wenn die Staubb. noch als kleine winzige Höcker vorhanden sind, an den 4 Kanten, es wird also von vornherein jedes Staubb. 4flügelig; ist die Entwicklung die normale dem Staubb. zukommende, d. h. findet die weiter unten zu besprechende sogenannte Reduktionsteilung statt, so sind nicht 4 scharfkantige Flügel, sondern 4 Wülste vorhanden. Wenn aber die anfangs eingeleitete normale Entwicklung gestört wird und anstatt eines gleichmäßigen Dickenwachstums der 4 Flügel des Staubb. ein Flächenwachstum derselben eintritt, so müssen sich 4 blattartige Flügel entwickeln. Hieraus ist nun wohl auch zu erklären, daß die Staubblattmetamorphosen so verschiedenartig sind. Bei denjenigen, in welchen die Bildung der Pollenmutterzellen erst später beginnt, ist die Möglichkeit zur Metamorphose in eine einfache grüne oder petaloide Blattspreite länger vorhanden, als bei denjenigen Pflanzen, in deren Staubb. die Pollenmutterzellen schon sehr früh gebildet werden; hier wird dann immer die Neigung zur Bildung von 4flügeligen

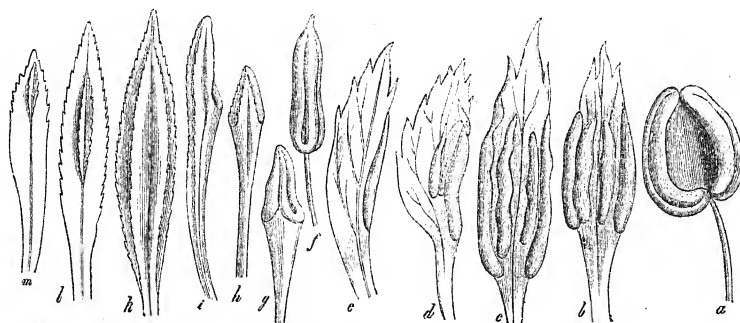


Fig. 19. Umwandlungen der Staubb. vergrüunter Blüten. a-e *Rosa chinensis* L., f-m *Dictamnus albus* L. (Nach Čelakovský.)

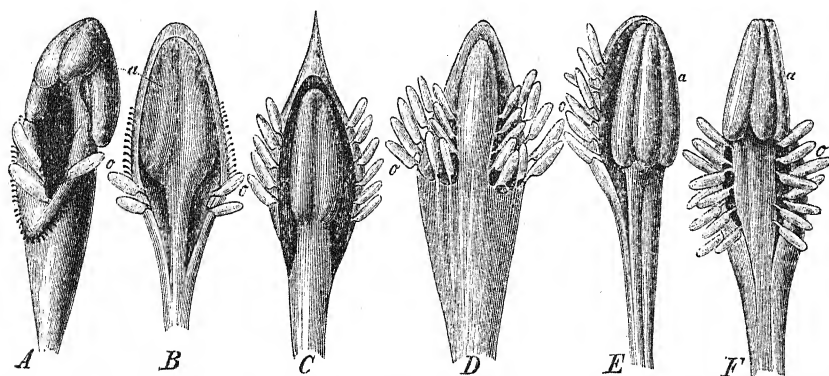


Fig. 20. Staubb. von *Sempervivum tectorum* L., mit Pollensäcken und Samenanlagen. a Pollensäcke, o Samenanlagen. (Original.)

Blättern vorhanden sein, es müßte denn gerade das Staubb. schon in den allerjüngsten Zuständen durch irgend welche Ursachen die Bildung der 4 Wülste an den Kanten einstellen. Trotz alledem bleibt es unbenommen, sich wie Čelakovský (Teratologische Beitr. z. morphol. Deutung des Staubgefäßes, in Pringsheims Jahrb. XI (1878), S. 124—174, Taf. V—VII) folgende phylogenetische Vorstellung zu machen, daß das Staubb. der Angiospermen z. B. mit den doppelspreitigen Blättern eines *Ophioglossum vulgatum* zu vergleichen sei; daß aber beide Spreiten Fortpflanzungszellen erzeugen, daß beide einander zugewendeten Spreiten miteinander verwachsen, daß diese Verwachsung erblich geworden sei und selbst an den jüngsten Staubb. die beiden Spreiten nicht unterscheidbar seien. Die Entwicklungsgeschichte bietet allerdings für diese Hypothese gar keine Unterstützung; sie weist entschieden darauf hin, daß die Pollensäcke den Sporangien äquivalente Emergenzen sind. Zudem gibt es andere *Ophioglossa*, welche neben dem sterilen Blatteil 2 bis mehr Sporophyllsegmente besitzen.

Im Anschluß hieran sei auch noch auf das nicht gerade seltene Vorkommen von Staubb. hingewiesen, welche sich entweder ganz oder teilweise in Fruchtb. umwandeln, indem sie Samen erzeugen. Dies beobachtet man besonders schön bei *Sempervivum tectorum* L. an den Staubb. des inneren Staubblattkreises, welche auch bisweilen vollständig durch Fruchtb. ersetzt sind. Ein Blick auf Fig. 20 gibt eine deutliche Vorstellung von diesen zweigeschlechtlichen Sexualb. Sehr

oft finden sich an Stelle der 4 Pollenfächer 4 Flügel mit Samenanlagen, so daß die Annahme sehr nahe liegt, es sei ursprünglich die Anlage von Archiesporzellen erfolgt, dieselben seien aber ähnlich, wie dies bei den *Mimosoideae* der Fall ist, isoliert worden und dann hätten sich an dem blattartig auswachsenden Teil des Staubb. die Samenanlagen entwickelt, indem die Archiesporzelle sich nicht in zahlreiche Pollenmutterzellen teilte, sondern zu einer Embryosackmutterzelle wurde. (Vgl. A. Engler, Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen, in Pringsheims Jahrb. X (1877), 309, Taf. XXIV.)

Während die Staubb. einerseits zu Blattgebilden mit anderer Funktion, also zu Nähr- oder Laubb., zu Lockb. oder Kronenb., zu Honigb. oder Nektarien, endlich auch zu ♀ Ge-

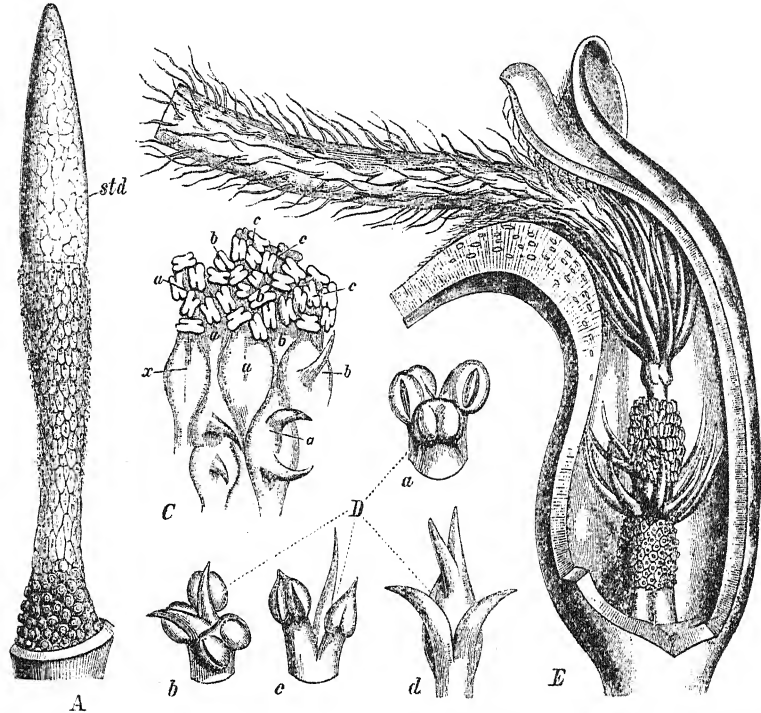


Fig. 21. Beispiele für Verkümmerung (Abort) ganzer Blütenanlagen. A *Alocasia macrorrhiza* Schott. am Grunde des Blütenstandes befinden sich nackte ♀ Blüten, oberhalb derselben zunächst Blütenrudimente, welche Anlagen von ♀ Blüten entsprechen, darauf folgen andere, welche Anlagen von ♂ Blüten entsprechen, hierauf ein längeres, mit fruchtbaren ♂ Blüten besetztes Stück und oberhalb dieses ein kegelförmiges Stück, welches nur mit rudimentären Anlagen von ♂ Blüten, die voneinander nur wenig gesondert sind, besetzt ist. — C *Arum maculatum* L., Stück des Blütenstandes, oben mit fruchtbaren ♂ Blüten, darunter rudimentäre Blütenanlagen, welche 1–2 fruchtbare Staubb. ausgegliedert haben, zu unterst solche, welche nur Staminodien tragen. — D *Dracunculus vulgaris* Schott., einige Blüten aus der oberen Region des ♂ Blütenstandes, zur Demonstration der allmählich fortschreitenden Reduktion. — E *Helicodiceros muscivorus* (L.) Engl., Blütenstand mit einem aus zusammenhängenden Blütenrudimenten gebildeten Kolbenanhang; das Endstück desselben fehlt. — (Original.)

schlechtsb. umgewandelt werden können, können sie andererseits auch \pm zu funktionslosen Gebilden reduziert werden. Für diese Verhältnisse bietet Fig. 21 C, D ein lehrreiches Beispiel.

Bei dieser Gelegenheit sei darauf hingewiesen, daß die Reduktion sich nicht bloß auf einzelne Blattgebilde der Blüten, sondern auch auf ganze Blütenanlagen erstrecken kann. Zunächst sehen wir aus Zwitterblüten durch Verkümmerung der ♀ Sexualblätter ♂ Blüten entstehen; wenn aber, wie dies namentlich bei Araceen sehr häufig vorkommt, die Staubb. zu Staminodien werden oder die Staubblattanlagen sich nicht normal ausgliedern, so bleiben schließlich nur Blütenrudimente bestehen. In gleicher Weise gibt es auch Blütenrudimente, welche aus Anlagen ♀ Blüten hervorgegangen sind. Die Araceen bieten in dieser Beziehung die interessantesten Beispiele; in Fig. 21 sind nur einige Fälle

dargestellt, welche zeigen, daß auch der sogenannte Kolbenanhang einzelner Araceen eine mit \pm untereinander zusammenhängenden Blütenrudimenten besetzte Ährenachse darstellt.

Über die Entwicklung der Pollenzellen (Mikrosporen*) ist hier, wo es sich nicht um eine vollständige Darstellung der Entwicklungsgeschichte handelt, hauptsächlich Folgendes zu bemerken. In den allermeisten Fällen entstehen durch Teilung der unmittelbar unter der Oberhaut des jungen Staubb. liegenden Zellschicht, der ersten Periblemschicht, Anschwellungen, welche sich zu den Pollensäcken ausbilden; seltener werden auch tiefer liegende Zellen in diesen Entwicklungsprozeß hineingezogen. Zunächst erfolgen die Zellteilungen hauptsächlich durch Auftreten von tangentialen Teilungswänden. Diese Teilungen gehen in der Regel an den 4 Längskanten der jungen Antheren sehr gleichmäßig vor sich; es werden in der Regel aus der ersten Periblemschicht 2 Schichten erzeugt, deren innere die Urmutterzellen der Pollenzellen enthält und auch als

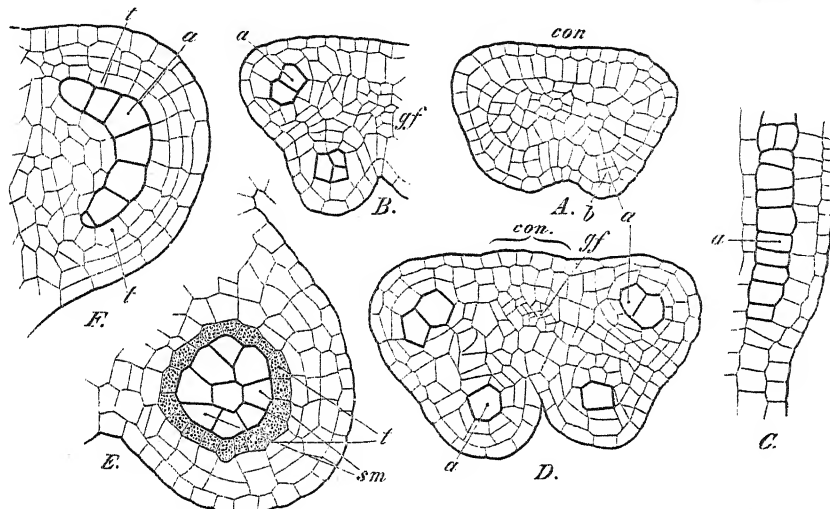


Fig. 22. Entwicklung der Pollensäcke. A–D *Doronicum macrophyllum* Fisch. A Querschnitt einer jungen Anthere; bei a hat sich eine Zelle des Periblems gespalten in eine innere Zelle a, das Archespor. und eine äußere, die Schichtzelle b; con Connectiv; B Querschnitt durch eine Hälfte einer etwas älteren Anthere; die aus dem Archespor. hervorgehenden Zellen sind mit stärkeren Konturen bezeichnet; C Teil eines Längsschnittes; D Querschnitt einer älteren Anthere; die Schichtzellen haben sich gespalten und die dem Archespor. zunächst anliegenden Zellen werden zu Tapetenzellen. — E Pollensack einer älteren Anthere von *Menyanthes trifoliata* L. im Querschnitt, sm Pollenmutterzellen, umgeben von den Tapetenzellen t; das Endothecium ist durch Teilung der Schichtzellen mehrschichtig geworden. — F Querschnitt durch ein Antherenfach von *Mentha aquatica* L.; Bezeichnungen wie vorher. (Nach Warming.)

Archespor bezeichnet werden kann (Fig. 22 F), deren äußere das Material für die Wandung des Pollenfaches liefert. In der großen Mehrzahl der Fälle ist das Archespor eine halbmondförmig gekrümmte Zellschicht (Fig. 22 F), seltener eine einfache Zellreihe (Fig. 22 C), noch seltener eine einzelne Zelle, indem nur an einzelnen Stellen der ersten

*) Wichtigere Literatur: H. v. Mohl, Über den Bau und die Formen der Pollenkörner, 1834. — Nägeli, Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens, Zürich 1842. — Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryonalbildung der Phanerogamen, II. Monokotyledonen, in Abhandl. der königl. sächs. Gesellsch. d. Wiss., Leipzig 1861. — Chatin, De l'anthere, Paris 1870. — Warming, Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Caulome, in Hanstein, Bot. Abhandl. II. Bd. (1873). — A. Engler, Beitr. zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen, in Pringsheims Jahrb., X. Bd. (1875). — Edgeworth, Pollen illustrated, 1877. — L. Guignard, Recherches sur le développement de l'anthere et du pollen des Orchidées, Ann. sc. nat. Bot. 6. sér. XIV (1882). — H. Schinz, Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke, Diss. Zürich 1883. — N. Wille, Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen, Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl., ins Deutsche übertragen 1886 von C. Müller (Dybwad in Christiania 1886). — H. Fischer, Beitr. z. vergleich. Morphologie der Pollenkörner, Dissertation, Breslau 1890. — Van Tieghem, Observations sur la structure et

Periblemschicht die tangentialen Teilungen eintreten (so bei den *Leguminosae-Mimosoideae*). Aus der äußeren »Schichtzellenschicht«, welche nun unter der Oberhaut oder dem »Exothecium« liegt, gehen meist 3, bisweilen mehr Schichten hervor, von denen die äußerste sich zu dem sogenannten Endothecium umbildet, dessen einzelne Zellen in der Regel, namentlich an den Seitenwänden und der Innenwand, mit Verdickungsfasern versehen werden und allmählich ihren flüssigen Zellinhalt verlieren. Die beiden inneren Schichten werden später bei weiterer Entwicklung der aus dem Archespor hervorgehenden Pollenzellen aufgelöst; die das Archespor zunächst umgebenden Zellen bekommen ein drüsiges Aussehen, sind häufig sehr ölig und werden Tapetenzellen genannt. Demnach haben wir also in jedem Pollensack, welcher durchaus vergleichbar ist einem Sporangium höherer Kryptogamen oder zoidiogamer Embryophyten (z. B. einem solchen von *Marattia*, *Ophioglossum*, *Equisetum*, *Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoetes*), Exothecium oder Epidermis, Endothecium, Tapete und Archespor. Das Endothecium kann bei sehr dicken Antheren, wie z. B. denen vieler Orchidaceen, durch Spaltung der äußeren Schichtzellen auch mehrschichtig werden. Da nun aus dem Archespor

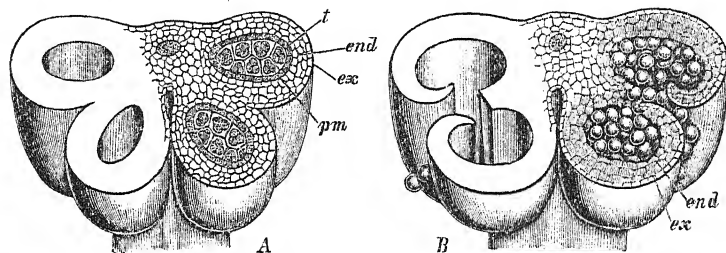


Fig. 23. Halbschematische Darstellung der weiteren Entwicklung einer vierfächerigen Anthere (nach Baillon und Luerssen). A geschlossen und mit oben geteilten Pollenmutterzellen; B geöffnet und mit ausfallendem, reifem Pollen; ex das Exothecium, end das Endothecium, t die Tapete, pm die Pollenmutterzellen.

nur ♂ Keimzellen hervorgehen, so entsprechen die Pollensäcke den Mikrosporangien der heterosporen Gefäßkryptogamen.

Die Zellen des Archespors werden entweder direkt zu den Pollenmutterzellen oder jede Zelle des Archespors zerfällt durch weitere Teilungen in einige Pollenmutterzellen.

Seitdem die Methoden der zytologischen Forschung sich ganz erheblich verbessert haben, hat man dem feineren Bau der Antheren und Samenanlagen immer mehr Beachtung

la déhiscence des anthères des Loranthacées, Bull. Soc. bot. de France XLII (1895). — B. Lidfors, Zur Biologie des Pollens, Jahrb. f. wiss. Bot. XXIX (1896); Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens, Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIII (1899). — J. M. Coulter and Ch. J. Chamberlain, Morphology of Angiosperms (1903) 43; ed. 2 (1908). — F. Colling, Das Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel, Diss. Berlin 1905. — A. Artopoulos, Über Bau und Öffnungsweise der Antheren, Flora XCII (1906). — G. Tischler, Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden, Jahrb. f. wiss. Bot. XLII (1906). — F. Nábelek, Über die systematische Bedeutung des feineren Baues der Antherenwand, Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. CXV, Abt. 1 (1907). — E. Kuhn, Über den Wechsel der Zelltypen im Endothecium, Diss. Zürich (1908). — H. O. Juel, Beitr. z. Kenntnis der Tetradenteilung, Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV (1909). — E. Hannig, Über die Bedeutung d. Periplasmodiums I—III, Flora CII (1911). — J. Bonnet, Recherches sur l'évolution de cell. nourric. du pollen, Archiv f. Zellforsch. VII (1912). — Lord Avebury, Notes on Pollen, Journ. R. Micr. Soc. 1912. — M. Schips, Zur Öffnungsmechanik der Antheren, Beih. Bot. Centralbl. XXXI (1913). — H. O. Juel, Untersuchungen über Auflösung der Tapetenzellen, Jahrb. f. wiss. Bot. LVI (1915). — G. Tischler, Das Periplasmodium in den Antheren d. Commel., Jahrb. f. wiss. Bot. LV (1915); Pollenbiologische Studien, Zeitschr. f. Bot. IX (1917). — E. Söderberg, Über die Pollenentwicklung von *Chamaedorea*, Svensk bot. Tidskr. XIII. Bd. (1919). — G. Staedtler, Über Reduktions-Erscheinungen im Bau der Antherenwandung, Flora CXVI (1923). — K. Goebel, Organographie III. (1923) 1693—1720. — P. Schürhoff, Die Haploidgeneration der Blütenpflanzen (siphonogamen Embryophyten), in Engler, Bot. Jahrb. LIX (1924) 206—293; Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales, in Pringsheims Jahrb. LXIII (1924) 707—757.

geschenkt, nicht nur aus dem Bestreben, auch hier die physiologische Bedeutung der anatomischen Struktur zu ermitteln, sondern auch in der Hoffnung, aus den hierbei auftretenden Verschiedenheiten Grundlagen für Verbesserungen auf dem Gebiete der Systematik, für Ermittlung verwandtschaftlicher Beziehungen zu gewinnen. Wenn auch noch sehr viel Einzelforschungen notwendig sind, um zu genügenden Grundlagen zu kommen, und vor frühzeitigen Verallgemeinerungen gewarnt werden muß, so ist es doch unbedingt notwendig, diesen Dingen mehr Beachtung zu schenken, als früher. Es soll daher im folgenden etwas spezieller auf Entwicklung und Bau der Mikrosporen, sowie zum Schluß auch auf Tapete und Endothecium eingegangen werden.

Bei der Entstehung der Mikrosporen oder Pollenkörner aus den

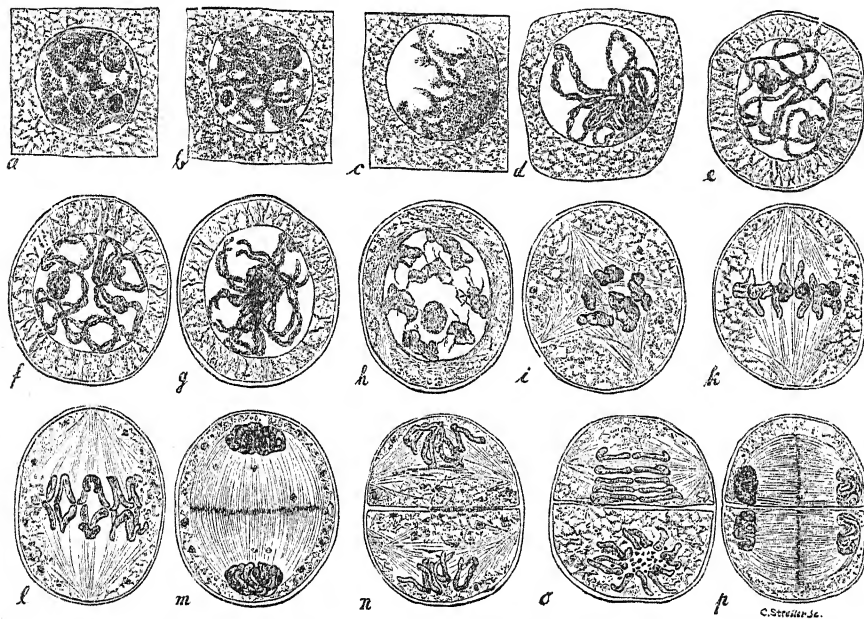


Fig. 24. Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Lilium candidum* L.: a Mutterzelle mit ruhendem Kern; b Sonderung der Chromosomen; c Synapsis; d Doppelfäden in Verschmelzung begriffen; e der aus Doppelfäden entstandene Knäuel; f wieder erfolgende Trennung der Fäden; g der Fäden in Doppelchromosomen zerfallen; h Diakinese; i multipolare Spindelanlage; k Kernspindel, die Kernplatte der Chromosomen; l die auseinanderweichenden Doppelchromosomen, eine teilweise Trennung der Längshälften zeigend; m Anlage der Tochterkerne; n die Längshälften der Tochterchromosome werden zu Paaren verbunden in die Kernspindel eingereiht; o Auseinanderweichen der Tochterchromosome; p Anlage der Enkelkerne. (Nach Strasburger.)

Pollenmutterzellen tritt wie im Entwicklungsgang der eine geschlechtliche Fortpflanzung besitzenden Thalphyten, insbesondere aber wie bei der Sporenbildung der Bryophyten, Pteridophyten und Gymnospermen eine sogenannte Reduktionsteilung oder allotypische oder heterotypische Teilung auf, welche darin besteht, daß der Kerninhalt in dem sogenannten Synapsisstadium sich an der einen Seite der Zelle zusammenballt (Fig. 24 c, d) und daß nach erfolgter Spaltung des Synapsis-Fadens (Fig. 24 d) gleich lange Chromosomen, von denen das eine vom Vater, das andere von der Mutter her stammt, sich paarweise fest zusammenlegend (Fig. 24 f und g), die kurzen dicken Gemini bilden. Infolge hiervon wird die Zahl der Gemini halb so groß, als vorher die Zahl der Chromosomen in den somatischen Zellen war (Fig. 24 h). Nachdem sie anfangs ziemlich gleichmäßig an der Kernwand verteilt waren, beginnen sich von außen der Kernwand Plasmafäden anzuschmiegen, welche nach dem Schwinden der Kernwand die anfangs mehrpolige (Fig. 24 i), dann aber zweipolig werdende Kernspindel (Fig. 24 k) bilden. Nachdem die Gemini sich zu einer äquatorialen Kernplatte angeordnet haben, erfolgt die Trennung der Chromosomen (Fig. 24 l), welche jetzt jedem der beiden Tochterkerne zur Hälfte zufallen

(Fig. 24 *m, n*). Es stammen aber die Chromosomen teilweise vom Vater, teilweise von der Mutter, mithin erhält jeder Tochterkern teils väterliche, teils mütterliche Chromosomen, welche zusammen die haploide Zahl ausmachen. Auf die heterotypische Teilung folgt nun die homoeotypische, bei welcher die Chromosomen sich der Länge nach spalten (Fig. 24 *n, o, p*), nicht aber wie bei der Teilung der somatischen Zellen in der Prophase dieser Teilung, sondern bereits in der Prophase der vorausgegangenen Reduktionsteilung (Fig. 24 *d*), wobei aber keine Trennung der durch die Spaltung gebildeten Hälften erfolgt. Nach der heterotypischen Teilung entsteht bei den meisten monokotylen Angiospermen zwischen den beiden ersten Tochterkernen eine Zellwand und ebenso zwischen den beiden zweiten; es ist dies die sukzedane Teilung oder Gonenbildung (Fig. 25 *a—n*). Bei den meisten Dikotyledonen aber werden wie bei den Bryophyten, Pteridophyten und Gymnospermen erst 4 freie Tochterkerne gebildet, die sich in

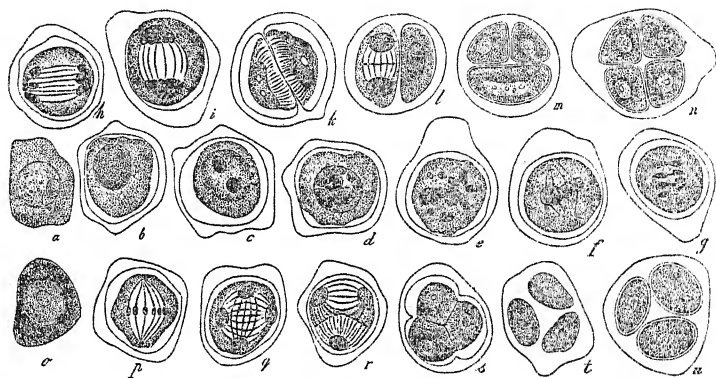


Fig. 25. Entwicklung der ♂ Keimzellen (Mikrosporen oder Pollenzellen) bei Monokotyledonen und Dikotyledonen. *a—n* *Allium narcissiflorum* Vill. *a* Pollenmutterzelle mit Zellkern; *b* dieselbe nach Ausscheidung einer dickeren Membran mit homogenem Zellkern; *c—e* Vorbereitung des Kernes zur Teilung; *f* weiteres Stadium, in welchem sich die Kernspindel gebildet hat und die Chromosomen sich am Äquator der Kernspindel gruppiert haben; *g* weiteres Stadium, in welchem die Chromosomen sich getrennt haben und vom Äquator wegwandern; *h* und *i* noch spätere Stadien mit Ansammlung der Kernfäden an den beiden Polen; *k* Bildung der ersten Membran zwischen den beiden Tochterzellen; *l* Teilung der letzteren; *m* und *n* vollendete Teilung übers Kreuz und in einer Ebene. Jede Pollenzelle mit dünner Membran, welche sich nun weiter entwickelt. — *o—u* *Tropaeolum majus* L. *o* Pollenmutterzelle mit Zellkern; *p* dieselbe weiter ausgebildet mit beginnender Teilung des Kernes; *q, r* der Kern hat sich geteilt und die Tochterkerne sind im Begriff, es ebenfalls zu tun; *s* Tetradenbildung der Pollenmutterzelle; *t* die freien Pollenzellen noch innerhalb der Pollenmutterzelle; *u* innerhalb der Pollenmutterzelle bekommt jede Pollenzelle eine verdickte Membran. (Nach Strasburger.)

der Regel tetraedrisch anordnen, und dann erst erfolgt zwischen ihnen die Wandbildung (Fig. 25 *o—u*); dies ist die simultane Teilung.

Aber die Zahl der Ausnahmen ist sehr groß. So haben Guignard und Süssenguth simultane Teilung beobachtet bei zahlreichen Orchidaceen, Guignard, Strasburger, Süssenguth und Afzelius bei zahlreichen Liliaceae-Asphodeloideae, Süssenguth (Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen, in Beihefte zum Bot. Centralblatt, XXXVIII. Abt. VI. Heft 1 [1920]) ferner bei den Dioscoreaceae, bei den Aponogetonaceae und einigen Palmen (*Chamaedorea*), andere fanden sie auch bei den Juncaceae und Velloziaceae. Wille, Juel und Süssenguth stellten bei Cyperaceen (*Carex acuta*, *vulpina*, *Heleocharis palustris*, *Fuirena simplex* und *Isoplepis gracilis*) fest, daß innerhalb der Mutterzelle vier freie Kerne entstehen, von denen einer erhalten bleibt, während die drei anderen degenerieren; zu einer Wandbildung kommt es nicht. Bei den Monokotyledonen mit sukzessiver Teilung sind übrigens die 4 Zellen meist in Kugelviertheilen angeordnet, entweder mit in einer Ebene liegenden Wänden oder mit in zwei um 90° divergierenden Ebenen; selten liegen die 4 Zellen in einer Reihe (*Typha*). Von den Dikotyledonen, deren Mehrzahl durch simultane Teilung charakterisiert ist, machen eine Ausnahme: *Aristolochia clematidis*, *Rafflesia patma*, *Ceratophyllum submersum*, *Cinnamomum Sieboldii*, *Cananga odorata*, 8 Gattungen der Asclepiadaceen, *Apocynum*

androsaemifolium, *Cabomba caroliniana*. Somit sind also die Teilungsweisen der Pollenmutterzellen nicht von größerem Wert für die Systematik.

Fast immer vergrößern sich die Tochterzellen und bekommen allmählich dickere Wandungen, welche sich in eine äußere cuticularisierte Schicht, das Exosporium oder die Exine, und eine innere, reine Zellulose-Schicht, das Endosporium oder die Intine der Mikrospore oder des Pollenkorns differenziert. Die erstere bekommt auf ihrer Außenseite Warzen, Stacheln, Leisten, Kämme usw. (s. Fig. 26 A, D); nicht selten ist sie an den Stellen, an welchen später das Austreten des Pollenschlauches erfolgt, sehr dünn, oder ganz unterbrochen, während dann gerade an diesen Stellen die Intine stark verdickt ist (vgl. Fig. 26 E). Solcher Austrittsstellen können viele vorhanden sein, z. B. bei *Malvaceae*, *Convolvulaceae*, *Caryophyllaceae*, 4—6 bei *Impatiens*, *Carpinus*, *Alnus*, *Ulmus*, 3 bei den meisten *Fagaceae*, *Borraginaceae*, *Geraniaceae*, *Compositae*, 2 bei

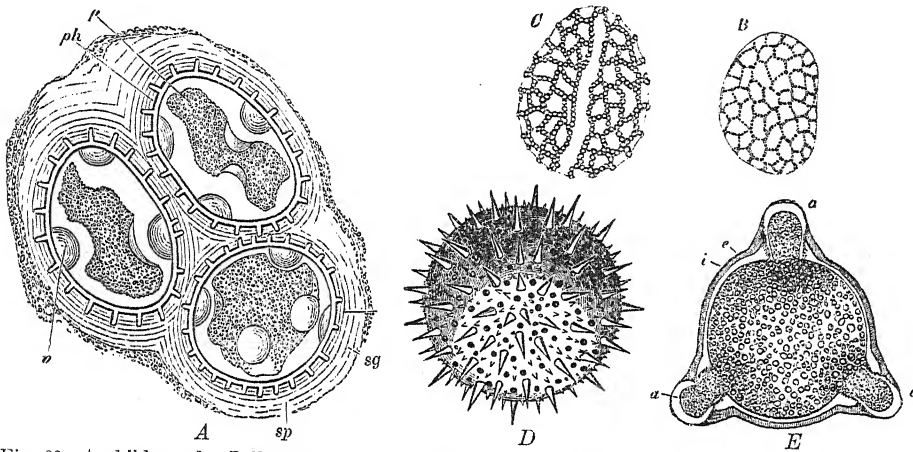


Fig. 26. Ausbildung der Pollenzellen und fertiger Pollen. A Pollenmutterzelle von *Cucurbita pepo* L. *sg* die in Auflösung begriffenen, äußeren, gemeinsamen Schichten der Mutterzelle; *ph* die Haut der Pollenzelle, deren Stacheln nach außen wachsen; *v* halbkugelige Zellstoffablagerungen; *p* der (durch Alkohol) kontrahierte Protoplasmakörper der Keimzelle. — B, C *Hosta coerulea* (Andrews) Tratt. B Eine junge Pollenzelle mit noch kleinen, nach außen vorspringenden knopfartigen Verdickungen; C eine ältere Pollenzelle mit stärkeren Verdickungen. — D *Althaea rosea* L., ausgewachsener Pollen. — E *Epilobium angustifolium* L., Pollen im optischen Querschnitt; *e* die Exine, *i* die Intine, welche bei *a* ihre Austrittsstellen hat und daselbst stärker verdickt ist. (Nach Sachs.)

Ficus und *Justicia*, während die meisten Monokotyledonen nur eine spaltenförmige Austrittsstelle besitzen. Bisweilen lösen sich an den Austrittsstellen der Pollenzellen runde Stücke der Exine los (so bei *Passiflora* und *Cucurbita*, Fig. 82). Auch kommt es vor, daß die Exine sich durch spirale Risse in Bänder spaltet (*Thunbergia*) und diese sich lösen. Wird die Exine dick, so kann man an ihr nicht selten Schichten von verschiedener Struktur erkennen. In manchen Fällen tritt aber die Exine nur in Form von dünnen Längsstreifen auf. Noch ist zu bemerken, daß bei den auf Insektenbestäubung angewiesenen Pflanzen der Pollen außen klebrig wird, bei den übrigen aber nicht.

Die vergleichende Morphologie der Pollenkörner wurde von H. Fischer in seiner Dissertation (Breslau 1890) wesentlich gefördert. Er unterscheidet folgende Klassen und Gruppen nach der Beschaffenheit der Exine:

- I. Klasse. Die Exine fehlt gänzlich bei den unter Wasser blühenden Pflanzen (*Potamogetonaceae* z. T., *Najadaceae*, *Ceratophyllaceae*); sie fehlt ferner bei den im Innern der Massulae der *Orchidaceae* gelegenen Pollenzellen, ist aber an der Außenfläche der Massulae schwach entwickelt.
- II. Klasse. Die Exine ist ringsum gleichmäßig ausgebildet, ohne Austrittsstellen oder Keimporen, die Intine sehr quellbar. Die Pollenkörner sind trocken meist unregelmäßig geschrumpft, im Wasser kugelig, seltner länglich-ellipsoidisch. So bei Arten aus zahlreichen Familien der Monokotyledonen und Dikotyledonen.

III. Klasse. Mit einer oder mehreren Austrittsstellen.

1. Gruppe. Mit einer Austrittsstelle (kugelig oder oval). — *Typhaceae*, *Sparganiaceae*, *Gramineae*, *Restionaceae*.
2. Gruppe. Mit 2 Austrittsstellen. — *Nidularium amazonicum* (*Bromeliaceae*) — *Fuchsia fulgens* (*Onagraceae*).
3. Gruppe. Mit 3 oder mehr Austrittsstellen in einem größten Kugelkreise. — Vertreter mehrerer dikotyler Familien.
4. Gruppe. Mit 4 oder mehr Austrittsstellen, die nicht in einer Ebene liegen, sondern regelmäßig über die Oberfläche verteilt sind: *Alismataceae*, viele *Cyperaceae*, *Aechmea fulgens* (*Bromeliaceae*), von Dikotyledonen: *Amarantaceae*, *Chenopodiaceae*, *Portulacaceae*, *Nyctaginaceae*, *Caryophyllaceae*, *Papaveraceae*, *Saxifragaceae*, *Ribesioideae*, *Buxaceae*, *Malvaceae*, *Cactaceae*, *Convolvulaceae*, *Plantaginaceae*.

IV. Klasse. Mit einer oder mehreren Falten.

1. Gruppe. Mit einer Falte. [*Cycadaceae* (*Ceratozamia mexicana*), *Coniferae* (*Pinus*, *Podocarpus*).] Die meisten Familien der Monokotyledonen. *Piperaceae*, *Nymphaeaceae*, *Magnoliaceae*, *Limnanthaceae*.
 2. Gruppe. Mit 2 einander gegenüberliegenden Falten: *Pontederiaceae*, *Amaryllidaceae*, *Iridaceae*, *Calycanthaceae*, *Papaveraceae* (*Hypercium*), *Acanthaceae* (*Justicia elongata*, *Sericographis Ghiesbreghtii*).
 3. Gruppe. Mit 3 parallelen Falten. Von Monokotyledonen nur *Tulipa*. Unter den Dikotyledonen ist diese Form weitaus die häufigste.
 4. Gruppe. Mit mehr als 3 parallelen Falten. [*Gnetaceae*, *Welwitschia* mit etwa 20 Längsfurchen.] *Papaveraceae* (*Eschscholtzia*), *Sarracenaceae* (*Sarracenia*), *Rosaceae* (*Sanguisorba*), *Rutaceae* (*Citrus*), *Polygalaceae* (*Polygala*), *Balsaminaceae*, *Violaceae*, *Passifloraceae* (*Passiflora*), *Primulaceae* (*Primula*), *Solanaceae* (*Browallia*), *Utriculariaceae* (*Pinguicula*, *Utricularia*), *Acanthaceae* (*Eranthemum*), *Labiatae* (zahlreiche 6faltig), *Rubiaceae*, *Cucurbitaceae* (*Cyclanthera*), *Campanulaceae* (*Platycodon*), *Stylidiaceae* (*Stylidium*).
 5. Gruppe. Mit mehreren nicht parallelen Falten. *Santalaceae* (*Thesium*), *Phytolaccaceae* (*Rivina humilis*), *Portulacaceae*, *Cactaceae* (*Epiphyllum truncatum*).
 6. Gruppe. Mit einer spiralförmigen oder mehreren parallelen ringförmigen Falten. *Eriocaulon septangulare*, *Iridaceae* (*Crocus*), *Ranunculaceae* (*Anemone hortensis*, *fulgens*), *Berberidaceae*, *Scrophulariaceae* (*Mimulus*), *Acanthaceae* (*Thunbergia*).
- V. Klasse. Mit Keimporen in den Falten; zuweilen außer diesen Falten noch Nebenfalten ohne Keimporen.
1. Gruppe. Keimporen einzeln inmitten der Falte. Mehrere Familien der Dikotyledonen, namentlich viele *Polygonaceae*, *Geraniaceae*, *Vitaceae*, *Lythraceae*, *Myrtaceae*, *Borraginaceae*.
 2. Gruppe. In jeder Falte zwei Keimporen. *Rosaceae* (*Neurada procumbens*).
- VI. Klasse. Keimporen nicht in Falten, frei auf der Oberfläche des Kernes. *Pandanaceae*, *Araceae* (*Anthurium*), *Zingiberaceae* (*Costus*), *Casuarinaceae*, *Myricaceae*, *Betulaceae*, *Juglandaceae*, *Urticaceae*, *Ulmaceae*, *Moraceae*, *Rafflesiaceae*, *Polygonaceae* (*Polygonum*), *Papaveraceae* (*Fumaria*), *Saxifragaceae* (*Itea*), *Thymelaeaceae*, *Malpighiaceae* (*Malpighia*), *Apocynaceae*, *Polemoniaceae*.
- VII. Klasse. Mit einem oder mehreren Deckeln. *Nymphaeaceae*, *Passifloraceae* (*Passiflora coerulea*), *Cucurbitaceae* (*Cucurbita pepo*).

H. Fischer hebt dann noch hervor, daß in manchen Familien die Pollenkörner verschiedener Arten zwar dieselbe Form besitzen, aber manchmal schon makroskopisch durch dunklere oder blassere Färbung, außerdem durch verschiedene Skulptur und Größe kenntlich sind. Innerhalb einer Gattung können aber auch größere Unterschiede sich geltend machen, in einigen finden sich sogar 2 oder 3 grundverschiedene Pollenformen, so z. B. bei *Tulipa* Vertreter von IV. 1 und IV. 2, bei *Crocus* II. und IV. 6, bei *Polygonum* V. 1 und VI., bei *Ranunculus* III. 4 und IV. 3, bei *Anemone* III. 4, IV. 3 und IV. 6 usw.

Als ausgezeichnetes Beispiel einer Familie mit sehr verschiedenartigem Pollen sind die *Acanthaceae* zu nennen, bei denen die von Lindau in den Fig. 27 und 28 zusammengestellten mannigfachen Formen auftreten. Es ist aus allem ersichtlich, daß dieselben Pollenformen polyphyletisch entstehen können. Häufig haben ganz verschiedene Pflanzen

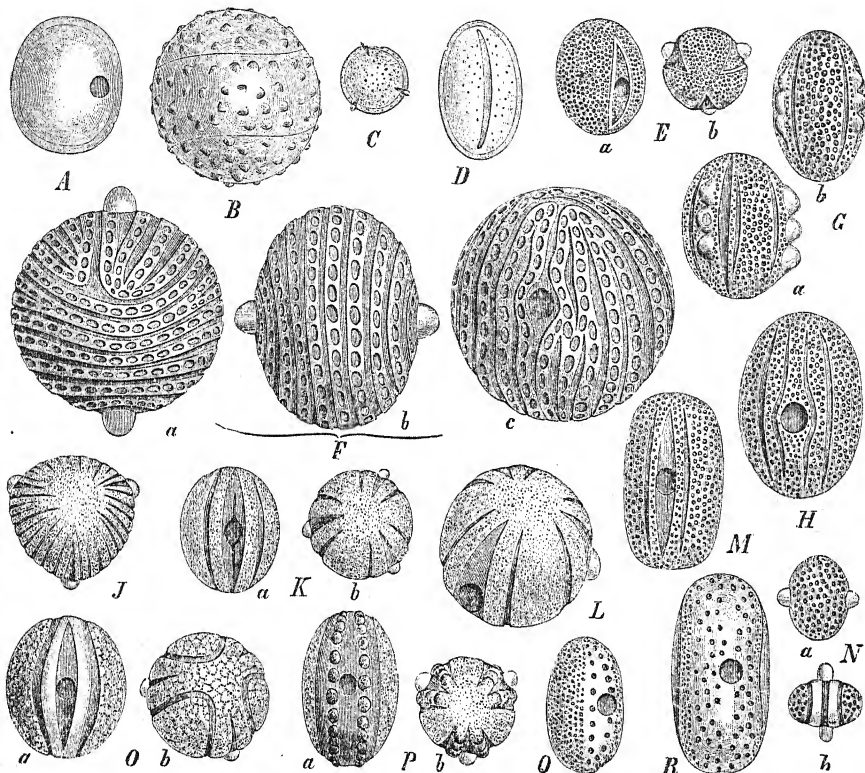


Fig. 27. Verschiedene Pollen in der Familie der Acanthaceen. Alle 330/1, a von der Seite, b und c von oben. — 1. Glatter runder Pollen mit 2 Poren: A *Whitfieldia lateritia* Hook., bei anderen Gattungen mit 3 Poren, bei noch anderen mit 3 kurzen Spalten. — 2. Spaltenpollen. a Furchenpollen, mit spiraliger, das Korn umziehender Spalte: B *Thunbergia fasciculata* Lindau; b Typischer Spaltenpollen: C *Nelsonia brunelloides* (Lam.) O. Ktze., D *Acanthopsis disperma* Harvey und andere *Acantheae*. — 3. Daubenpollen, bei dem in die verbreiterten Spalten sich längliche Daubenstücke einschieben, auf denen die Poren liegen: E *Andrographis paniculata* (Burm.) Nees und andere *Andrographideae*. — 4. Rippenpollen mit Längsrippen, welche in den Polen zusammenhängen. a Trichantherenpollen: F *Sanchezia oblonga* Ruiz et Pav.; b Petalidienpollen: G *Petalidium barlerioides* (Roth) Nees; c Typischer Rippenpollen: H *Paulownia speciosa* Hochst., J *Chaetacanthus setiger* (Pers.) Lindau und andere *Strobilantheae*, auch *Hygrophilaeae*. — 5. Spangenpollen mit 9 Längsrippen, von denen 3 breiter sind und mit je einer Pore zwischen je 2 schmalen Rippen: K *Drejera holiviensis* Nees, L *Odontonema barlerioides* (Nees) O. Ktze., M *Dicliptera Pohlana* Nees, auch andere *Odontonemeae* und *Pseuderanthemum*. — 6. Rahmenpollen, bei welchem die 3 breiten Rippen an den Polen nicht mehr mit den übrigen zusammenhängen, sondern wie in einen Rahmen von ihnen eingefast sind: N *Rhaphidospora cordata* (Hochst.) Nees, O *Pachystachys lutea* (Ruiz et Pav.) Nees (*Asystaseae*, *Graptophylleae*). — 7. Knötchenpollen mit 1–3 Längsreihen von Knötchen, mit 3 oder 2 Poren: P *Himantochilus sessiliflorus* T. And., Q *Justicia* spec., R *Jacobinia aurea* (Schlecht.) Benth., *Justicieae*. (Nach Lindau.)

ähnlichen Pollen, so daß, zumal in den artenreichsten aller Gruppen, denjenigen mit einer oder mit 3 Falten, eine Bestimmung selbst der Familie nach dem Pollen oft unmöglich ist.

Andererseits ist aber doch, wie auch Fischer hervorhebt, zu beachten, daß bei der Verfolgung der Familien durch das Pflanzensystem ein Fortschritt in der Entwicklung sich in der Verstärkung der Exine und der gleichzeitigen Anlage von Austrittsstellen für den Pollenschlauch, die bei einer gleichmäßig dünnen Exine nicht nötig waren, bemerkbar macht. Die Verstärkung geschieht nicht durch Anhäufung dichter Massen, sondern

durch Netz- und Stäbchenkonstruktion. Anpassung für reichliche Befruchtung, zumal durch Insekten, findet statt durch ein die Exine durchtränkendes Öl, durch Stachelbildung sowie durch Vereinigung weniger bis zahlreicher Pollenzellen.

Die Monokotyledonen haben einen weit einfacheren Bau der Exine aufzuweisen, als viele Dikotyledonen; eine Verdoppelung der Exine konnte F i s c h e r bei den ersteren nie, bei den letzteren in zahlreichen Fällen feststellen; noch einfacher sind, von den Luftsäcken weniger Gattungen abgesehen, die Gymnospermen gebaut. Die hochstehenden Compositen besitzen auch die komplizierteste Exine.

»Einfach kugeliger Pollen, der sonst nur gewissen Gymnospermen, Monokotyledonen und einigen tiefer stehenden Familien der Dikotyledonen eigen ist, findet sich in einzelnen

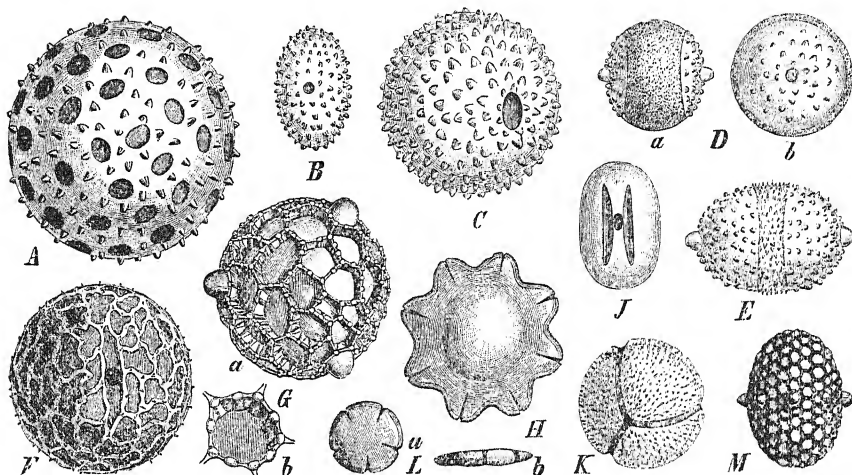


Fig. 28. Verschiedene Pollen in der Familie der Acanthaceae. A 220/1, Gb 600/1, das übrige 330/1. — 8. Stachelpollen, meist rund, mit Stacheln und 3 bis vielen Poren: A *Louderidium Domell-Smithii* Wats.; B *Porphyrocoma Pohlana* (Nees) Lindau; C *Pseudostenosiphonium viscosum* (Nees) Lindau. — 9. Gürtelpollen, meist linsenförmig oder ellipsoidisch, mit 2 Poren an den Breitseiten und einem bestachelten Gürtel an der Kante: D *Oreacanthus Mannii* Benth.; *Stenostephanus lasiostachys* Nees (*Iso-glossinae*). — 10. Wabenpollen, rund oder dreiflügelig, von einem wabenbildenden System von Leisten bedeckt: F *Boutonia cuspidata* (DC.) O. Ktze.; G *Satanocrater fellatensis* Schwth. (die meisten *Ruellieae* und *Barlerieae*). — 11. Andere Formen: H Kamradpollen *Meyenia Hartwayii* (Wall.) Nees. — J mit 3 Poren und jederseits je einer Spalte: *Berginia virgata* Harv. — K mit 3 in den Polen zusammenlaufenden Streifen: K *Blechnum Broenii* (Sw.) Juss. — L linsenförmig, mit 4–6 Spalten am Rande: *Thomandersia laurifolia* (T. And.) Baill. — M Fazettierter Pollen, *Poikilacanthus Tweedianus* (Nees) Lindau. (Nach Lindau.)

Gattungen der *Euphorbiaceae*, *Solanaceae*, *Orobanchaceae*, *Rubiaceae*.« Während die meisten *Caryophyllaceae* Pollen mit 8–40 Austrittsstellen besitzen, haben einzelne Gattungen verschiedener Unterfamilien dreifaltigen Pollen. Auch ist noch folgendes Ergebnis H. Fischers bemerkenswert: »Windblütige Pflanzen sind von den verwandten höher entwickelten Formen gewöhnlich durch einfach gebauten Pollen mit glatter Exine unterschieden; solche Gattungen aber, die aus insektenblütigen Familien zur Windblütigkeit zurückgekehrt sind, zeigen nur mäßige Reduktion im Bau der Exine, noch am meisten in deren Stachel-Bekleidung, und stehen auch in der übrigen Beschaffenheit des Pollens ihren Verwandten nahe (so bei *Thalictrum*, *Artemisia* und den *Ambrosieae*).«

Bei den Gymnospermen (vgl. Bd. XIII) ist leicht zu beobachten, daß in der ♂ Keimzelle (Mikrospore, Pollenkorn) sich ein wenigzelliges Prothallium entwickelt, dessen eine Zelle als Pollenschlauch auswächst, in welchem die generativen Kerne zur Befruchtung vordringen. Bei den Angiospermen findet Ähnliches statt, doch tritt die Zweizelligkeit weniger deutlich hervor; wir haben hier ein auf das äußerste reduziertes ♂ Prothallium. Die Pollenzelle zerfällt entweder unmittelbar nach ihrer Entstehung oder später in eine größere vegetative und eine kleinere generative Mutterzelle (= Spermamutterzelle, auch als Antheridiummutterzelle bezeichnet), welche meistens keine Zellulosehaut ausscheidet

und frei neben dem vegetativen Pollenkern liegt. Jedoch haben Nawaschin und Finn zuerst bei *Juglans* an der Spermatumutterzelle eine Hülle von Cytoplasma festgestellt, welche bei der Befruchtung mit den 2 Spermakernen zusammen aus dem Pollenschlauch in die Eizelle übertritt. Auch bei *Vallisneria spiralis* wurde durch Wylie und bei *Asclepias Cornuti* durch Finn Verbleiben der Membran und des Cytoplasmas um die beiden Spermakerne im Pollenschlauch konstatiert. Auch bei einigen anderen im Abschnitt IX erwähnten Angiospermen wurde in der Spermatumutterzelle wenigstens die Entstehung einer die beiden Spermakerne voneinander scheidenden Zellplatte wahrgenommen, doch weiß man nicht, ob sie auch mit der Cytoplasmahülle aus dem Pollenschlauch entleert werden. Hingegen ist besonders bei *Lilium martagon* von Koernicke, Strasburger und Nawaschin mit Sicherheit nachgewiesen, daß das Cytoplasma der generativen Zelle bei der Bildung der Spermakerne schwindet. Nawaschin (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 3. Suppl. 1910) hat gezeigt, daß während der Prophasen der Kernteilung und bis zum Ende der Anaphasen die generative Zelle von einem dickflüssigen feinkörnigen Cytoplasma gefüllt ist und allmählich ihre Selbständigkeit verliert, in dem Maße, wie die Bildung der beiden Spermakerne zu Ende geht. Nawaschin bildet auch einen Pollenschlauch von *Delphinium elatum* mit 2 Spermakernen ohne Cytoplasma ab.

Wann und wie das Cytoplasma der generativen Zelle zerstört wird, ist noch für verhältnismäßig sehr wenige Angiospermen \pm genau entschieden. In den meisten Fällen

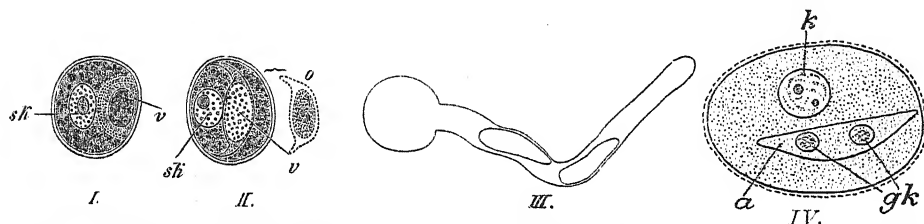


Fig. 29. Entwicklung des männlichen Prothalliums in den Mikrosporen oder Pollenkörnern der Angiospermen; Beispiel *Leucotium aestivum* L. I Mikrospore nach der Teilung in die vegetative Zelle *sk* und die Antheridiummutterzelle *v* mit dem Spermakern. — Bei II hat sich letztere losgelöst, bei *o* der Spermakern nach Behandlung mit Osmiumsäure. — III Der Pollenschlauch ist ausgetreten, die vegetative Zelle bis auf den (in der Abbildung nicht sichtbaren) Zellkern resorbiert; im Schlauch die beiden durch Teilung der Antheridiummutterzelle entstandenen generativen oder Spermakerne. (Nach Elfving.) — IV *Lilium auratum* Lindl. Pollen, *k* Kern der vegetativen Zelle, *a* Antheridiummutterzelle, *gk* die beiden generativen Kerne ausnahmsweise bereits gebildet. (Nach Chamberlain.)

berühren die Verfasser diese Frage gar nicht und verweisen entweder nur auf die Gegenwart von nackten Spermakernen im Pollenschlauch und im Embryosack oder erwähnen nur Plasmaspuren oder kaum merkliche Plasmahüllen, welche sie um die Spermakerne während ihres Befindens im Pollenschlauch oder sogar zuweilen im Embryosack beobachtet haben. (Nawaschin und Finn, Abhandl. über *Juglans*, S. 40).

Daß man aber auch diese Verhältnisse nicht unbedenklich für phylogenetische Schlußfolgerungen verwenden kann, beweist Finns Entdeckung des Vorkommens zweier generativer Zellen bei einer systematisch so hochstehenden Angiosperme, wie *Asclepias Cornuti*.

Der Kern der generativen Zelle teilt sich unter Auflösung derselben nach oder vor der Keimung des Pollenkorns in zwei Tochterkerne, die Spermakerne oder Gameten. Wird diese Teilung nach der Keimung vollendet, so ist der Pollen (oder die Mikrospore) zweikernig, ist die Teilung aber schon vor der Keimung vollendet, dann ist der Pollen dreikernig. (Vgl. besonders Schürhoff in Literatur S. 24.)

Wenn aus der Mikrospore auf der Narbe der Pollenschlauch, Siphon, austritt und in dem Griffelkanal oder auf anderem Wege zur Samenanlage vordringt, wandert sowohl der vegetative Kern, wie die Spermatumutterzelle, welche dem δ Gametangium der Archegoniaten entspricht, in den Pollenschlauch ein. Nachdem diese in zwei generative oder Spermakerne zerfallen, sind im Schlauch drei abwärts wandernde Kerne enthalten, von denen bei *Juglans*, *Asclepias Cornuti* und einigen anderen Angiospermen die beiden Spermakerne von einer cytoplasmatischen Hülle eingeschlossen sind. Es sind also die Angiospermen wie die Gymnospermen im Gegensatz zu den ihre Spermatozoiden in

feuchtem Substrat zu den ♀ Organen entsendenden asiphonogamen, bryophytischen und pteridophytischen Embryophyten ausgesprochen siphonogame Embryophyten. Weiteres siehe im Abschnitt IX, Befruchtung der Angiospermen, daselbst auch Literatur-nachweise.

Wir wenden uns nun noch zur Betrachtung einiger wichtiger abweichender Antherenbildungen, deren Entwicklung aber mit der eben geschilderten im engen Zusammenhang steht. Schon oben (S. 24) wurde hervorgehoben, daß das Archespor nicht immer eine ununterbrochene Reihe von Zellen darstellt, sondern daß in manchen Fällen

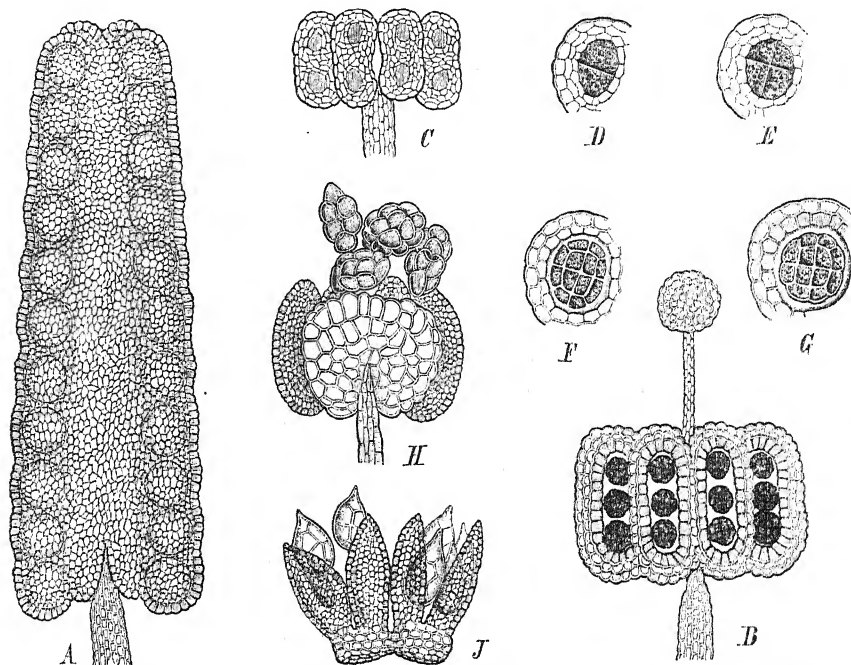


Fig. 30. Entwicklung von Pollengruppen bei Leguminosae-Mimosoideae. A Anthere von *Parkia auriculata* Benth., mit drei vielzelligen Pollengruppen in jedem Fach; das Exothecium ist abgestreift. — B Anthere von *Dichrostachys* mit drei 16zelligen Pollengruppen in jedem Fach, das Connectiv ist fadenförmig verlängert und trägt am oberen Ende eine kugelige vielzellige Drüse. — C–H *Albizzia lophantha* (Willd.) Benth.; C junge Antheren mit je 2 Archesporzellen an jeder Kante D–G aufeinanderfolgende Stadien in der Entwicklung des Archespors, bei D und E ist noch die Tapete vorhanden, bei F und G ist dieselbe resorbiert, in G das Endothecium bereits mit faserigen Membranverdickungen versehen; H eine ganze Anthere von hinten gesehen (250 mal vergr.), nach erfolgter Entleerung der Fächer. — J *Calliandra fasciculata* Benth., Anthere in ihrer natürlichen Lage, nach oben gewendet und die Pollengruppen entlassend. (Vgl. Engler, Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung, in Pringsheims Jahrb. X [1876] 314, Taf. XX–XXII).

unterbrochene Reihen von Archesporzellen erzeugt werden. Das ist namentlich bei vielen Leguminosae-Mimosoideae der Fall, bei welcher Gruppe aber auch das normale Verhalten vorkommt. In Fig. 30 sind solche Antheren dargestellt, bei welchen an den 4 Karten an Stelle einer Reihe von Archesporzellen 2 oder mehr voneinander getrennte Archesporzellen gebildet wurden. Jede Archesporzelle teilt sich nun, wie dies aus Fig. 30 C–G ersichtlich ist, zunächst in 4 in einer Ebene liegende Tochterzellen, in selteneren Fällen auch in 16. Jede dieser Tochterzellen verhält sich wie eine Pollenmutterzelle der meisten Dikotyledonen, jedoch mit dem Unterschiede, daß sie sich nicht von den übrigen Pollenmutterzellen isoliert. Es bleiben vielmehr die aus einer Archesporzelle hervorgegangenen im Zusammenhang und nun entwickelt jede Pollenmutterzelle eine Tetrade von Pollenzellen. Je nachdem nun die Archesporzelle 4, 8 oder 16 Tochterzellen erzeugt hatte, entstehen Pollengruppen von 16, 32, 64 Pollenzellen, die entweder einzeln in kleinen Fächern oder nach Resorption des zwischen ihnen befindlichen Gewebes zu zweien bis mehreren in einem

Pollenfach liegen. (Vgl. Fig. 30 B.) Bisweilen kommt es auch vor (*Calliandra*, Fig. 30 J), daß das Archespor nur in 2 Tochterzellen zerfällt und demnach die Pollengruppe 8zellig wird. Die Pollenfächer öffnen sich bei der Reife mit Längsspalten und nun treten die Pollengruppen heraus.

Viel verbreiteter ist die Erscheinung, daß die aus einer Pollenmutterzelle hervorgegangenen Tetraden im Zusammenhang bleiben; wir finden dies namentlich bei vielen Orchidaceen, z. B. *Listera ovata* (L.) R. Br. und *Neottia nidus avis* (L.) Rich., während in derselben Familie *Cypripedium* (*Cypripeditum*) isolierte Pollenzellen hat; ferner bei *Typha*, *Fourcroya*, *Anona*, *Rhododendron*, *Schrankia*. Bei den *Orchidaceae-Ophrydeae* bleiben zahlreiche Pollenzellen zu einer Pollenmasse (Massula) verbunden, und diese wiederum sind zu einem keuligen, das ganze Antherenfach ausfüllenden Körper, dem Pollinarium verklebt, während bei anderen Orchidaceen auch sämtliche Pollenzellen eines Faches eine zusammenhängende Masse bilden. Dasselbe kommt auch bei vielen *Asclepiadaceae* vor. In allen diesen Fällen kommt es höchstens an der Außenseite der Pollengruppen zur Aussonderung einer Exine. Übrigens kommen bei manchen Orchidaceen sehr tief gehende Furchungen, ja sogar Teilungen der ursprünglich angelegten vier Pollinarien vor, einigermaßen entsprechend der einmaligen oder mehrmaligen Teilung der Antherenfächer vieler *Mimosoideae*, beruhend auf schichtweiser Unterbrechung in der Entwicklung des Archespors. So werden z. B. bei *Bletia*, *Phajus*, *Calanthe* u. a. die Antheren durch Entwicklung einer Schicht steriler Zellen in der Mitte jedes Archespors achtfächerig; andererseits treten nicht selten die Pollinarien eines Faches untereinander in Verbindung; doch soll hier auf diese Verhältnisse, welche bei der Familie der *Orchidaceae* eingehender zu erörtern sind, nicht näher eingegangen werden.

Dagegen ist hier noch auf eine andere Erscheinung hinzuweisen, auf die Bildung der mit den Pollinarien in Verbindung stehenden sogenannten »Caudiculae« und »Retinacula«. Caudiculae werden bei den Orchidaceen die Stielchen genannt, in welche die Pollinarien vieler *Orchidaceae* an dem einen Ende übergehen. Diese Stielchen bilden sich ebenso wie die Pollenmassen aus Zellen des Archespors. (Vgl. Th. Wolf in Pringsheims Jahrb. IV. S. 297.) Sie treten bald als längere Stränge, bald als kleine Klümpchen auf, welche aus Zellen des Archespors hervorgegangen, aber viscinös geworden sind. Bisweilen findet man noch die viscinöse Caudicula von Pollenzellen überkleidet. Im übrigen vgl. man auch die Erklärung zu Fig. 31. In derselben Figur (J—L) findet sich auch eine Darstellung, welche zeigt, daß bei den *Orchidaceae* die Verbindung der Pollinarien mit den Klebkörpern oder Retinaculis auch durch Gewebsschichten, welche der Narbe und nicht der Anthere angehören, bewerkstelligt werden kann; man vgl. die auf diese Figuren bezügliche Erklärung.

Auch bei den *Asclepiadaceae* kommt Ähnliches vor. Bei einer verhältnismäßig geringen Zahl von Gattungen dieser Familie sind 4fächerige Antheren vorhanden; bei den meisten gliedert sich das Staubb. oberhalb des bisweilen sehr kurzen Staubfadens in einen sterilen, blumenblattartig entwickelten Teil und einen fertilen, die vordere Staubblatthälfte repräsentierenden mit 2 Pollenfächern, deren Pollenzellen im Zusammenhang bleiben und somit 2 Pollinarien bilden. Sehr frühzeitig kommen an den 5 zwischen den Antheren ein wenig hervortretenden Kanten des mächtig angeschwollenen Griffelkopfes mit einer Längsfurche versehene, drüsige Anschwellungen zur Entwicklung; von ihnen divergieren je 2 Rinnen nach den 2 zunächst liegenden Pollenfächern. Die von der Drüse ausgeschiedene Flüssigkeit läuft in die Rinnen, dringt so bis zu den sich öffnenden Pollenfächern vor und tritt mit den Pollinarien in Verbindung. Nachdem das Sekret erstarrt ist, bilden die 2 benachbarten Antheren angehörigen Pollinarien mit den in den Rinnen enthaltenen Sekretmassen und der ebenfalls erhärteten, vom Griffelkopf sich leicht loslösenden Drüse (Klebmkörper) einen zusammenhängenden Körper, der von der Stelle aus, wo die Drüse ausgeschieden wurde, schließlich leicht abgehoben werden kann und ebenso wie die Pollinarien der Orchidaceen von Insekten auf andere Blüten getragen wird. Es ist also von Wichtigkeit, daß hier die den Caudiculis der Orchidaceen sehr ähnlichen Gebilde nicht den Antheren angehören, überhaupt nicht aus Zellen bestehen, sondern nur aus erstarrtem Sekret entstanden sind. Die Erklärung der Figur 33 macht diese Verhältnisse noch deutlicher.

Die in den Pollensäcken der Angiospermen befindlichen Tapetenzellen sind in neuerer Zeit Gegenstand eingehender Untersuchungen geworden. Nachdem Stras-

burger 1882 (Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute) und 1889 (Histologische Beiträge II) gezeigt hatte, daß die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben und zwischen die Pollenkörner einwandern, hatte Hannig 1911 (siehe Wicht. Literatur) sich dahin geäußert, daß die Tapetenzellen in der Regel aufgelöst werden und ein Plasmodium bilden. Im Jahre 1912 veröffentlichte J. Bonnet seine Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen chez les Angiospermes, in denen er zu dem Ergebnis kommt,

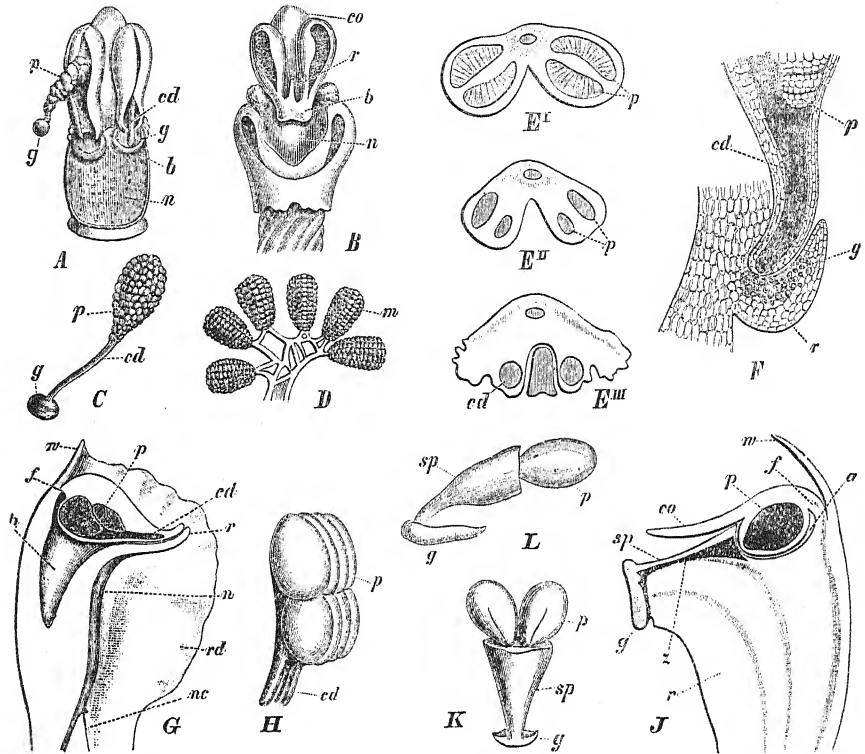


Fig. 31. Antheren von Orchidaceen: A *Ophrys myodes* Jacq., Anthere und die darunter befindliche Narbe *n*; letztere hat sich in 2 getrennte, die Basis der Antherenhälften umschließende Schlüsselchen oder Beutelchen (bursiculae) erweitert, deren oberflächliches Gewebe sich zu einer Klebstoffmasse (*g*), dem sogenannten Retinaculum verflüssigt. Jedes Antherenfach schließt ein Pollinarium ein, welches unten in eine Caudicula (*cd*) übergeht; dieselbe wird zuletzt von dem Retinaculum an seiner Basis umflossen und ist nun mit demselben so fest verbunden, daß in der Regel nur beide vereinigt aus ihren Umhüllungen herausgehoben werden können. — B *Orchis militaris* L. Hier ist nur ein Beutelchen vorhanden; außerdem aber noch eine kleine schnabelförmige Verlängerung der Narbe, das Schnäbelchen (rostellum). — C *Orchis* spec.; einzelnes Pollinarium mit seiner Caudicula und dem daran haftenden Retinaculum. — D *Orchis mascula* L., Teil eines Pollinariums mit mehreren Pollengruppen (massulae). — E *Orchis mascula* L. 3 Querschnitte der Anthere, welche den allmählichen Übergang der Pollinarien in die Caudiculae zeigen; E I aus dem oberen, E II aus dem mittleren, E III aus dem unteren Teil der Anthere. — F *Orchis mascula* L. Längsschnitt durch die untere Hälfte des Antherenfaches und das Beutelchen eines sehr vorgeschrittenen Entwicklungsstadiums; bei *g* das sich verflüssigende Gewebe des Retinaculum. — G, H *Phajus cupreus* Rehb. f. G Längsschnitt durch die Anthere und die Narbe aus einer Knospe; hier haben sich die Caudiculae im oberen Ende der nach unten umgebogenen und dem Schnäbelchen aufliegenden Anthere entwickelt. H die 8 Pollinarien der 4 halbierten Antherenfächer mit ihren 4 Caudiculis; zeigt zugleich den Zusammenhang der beiden Pollengruppen eines Antherenfaches. Am Schnäbelchen wird keine Bursicula entwickelt. — J–L *Mesospinidium vulcanicum* Rehb. f. J Längsschnitt wie bei voriger, zeigt, wie sich von der Oberseite des Rostellums eine mit der Klebmasse *g* in Verbindung stehende Schicht *s* infolge der Auflösung der mit *z* bezeichneten Gewebsschicht löst, um das später mit den Pollinarien in Verbindung tretende Fußstück, den sogenannten Stipes (*sp*) zu bilden; K Pollinarien an dem Stipes haftend, von vorn; L dieselben von der Seite. In allen Figuren bedeutet *f* Staubfaden, *co* Fortsatz des Connectivs, *p* Pollenmasse, *cd* Caudicula, *r* Rostellum oder Schnäbelchen, *b* Beutelchen, Bursicula, *g* Klebmasse oder Retinaculum, *sp* Stipes, *n* Narbe, *nc* Narbenkanal. — A, E, F nach Wolf (a. a. O.), B nach Luerissen, D nach Warming, G–L nach Pfitzer.

daß erst nach Bildung der jungen Pollenkörner die »Desorganisationserscheinungen« des Tapetums beginnen, welche nach der Auflösung der Zellwände zur Bildung eines kernreichen Syncythiums führen. 1915 erschienen O. Juel's Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. Juel zeigte, daß die Tapetenzellen sich verschieden verhalten. Bei *Anthurium*, *Lavatera*, *Cobaea*, *Lonicera*, *Valeriana* und *Knautia* findet sogenannte Periplasmodiumbildung statt; die Zellwände der Tapetenzellen werden aufgelöst, die Zellen isolieren sich seitlich voneinander, wachsen dann in der Gestalt von verschieden geformten Schläuchen zwischen die Pollenkörner in den Pollensackraum hinein, und wenn sie sich in der Mitte begegnet sind, tritt die Verschmelzung zu einem Plasmodium ein. Hingegen behalten bei *Doronicum grandiflorum* die Tapetenzellen bis zum Ende ihre Selbständigkeit, obgleich sie sich so verhalten, als wenn ein Periplasmodium gebildet werden sollte. Bei *Arabis alpina* L. werden erst in sehr spätem Stadium die Zellwände aufgelöst, und die Plasmen fließen nach Desorganisierung der Zellkerne zu einem den Pollensackraum füllenden Plasmakörper zusammen. Ohne vorhergehende Gestaltsveränderung oder Wandauflösung entleeren die Tapetenzellen ihren Inhalt bei *Hyacinthus*, *Galtonia*, *Iris*, *Ulmus*, *Tilia*, *Aesculus*, *Gaura*, *Anthriscus*, *Syringa*, *Spigelia*, *Polemonium*, *Thunbergia*, *Sambucus*, *Viburnum*, *Campanula*, *Cucurbita*, *Acicarpa*. Um festzustellen, ob die Periplasmodiumbildung für natürliche Abteilungen der Angiospermen charakteristisch ist, müssen noch viel mehr Gattungen auf ihr Verhalten untersucht werden.

Auf Monokotyledonen bezieht sich im wesentlichen die schon 1914 in Pringsheims Jahrb. Bd. LV erschienene Abhandlung von Tischler, Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotyledonen. Der Verf. kommt zu dem Ergebnis, daß zwischen echter Periplasmodiumbildung und dem Einwandern des Inhaltes der Tapetenzellen zwischen die Mikrosporen der Angiospermen oder deren Mutterzellen unterschieden werden muß. Die erstere äußert sich darin, daß gleich nach Bildung der jungen Pollenkörner und Auflösung der Wände der Tetraden die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben und ihr feinkörniges Protoplasma mit den zum Teil unregelmäßig gewordenen Zellkernen den ganzen Raum zwischen den Pollenkörnern ausfüllt. Derartige ist nachgewiesen für die Araceae: *Arum* (Strasburger), *Dieffenbachia* (H. Campbell), *Symplocarpus* und *Peltandra* (B. M. Duggar); für die Lemnacee *Lemna* (Miss Caldwell); für die Potamogetonaceen: *Zannichellia* (H. Campbell), *Ruppia* (Murbeck), *Potamogeton* (Tischler), *Zostera* (Rosenberg), die Juncaginacee *Lilaea* (H. Campbell), die Aponogetonacee *Aponogeton distachyus* (Tischler), die Butomacee *Butomus umbellatus* (Tischler). Hierzu kommen noch nach Tischlers Untersuchungen die Commelinaceen *Commelina coelestis*, *Rhoeo discolor*, *Tradescantia fluminensis* und *virginica*; hier wurde beobachtet, daß bereits während der Synapsis der Pollenmutterzellkerne die Wände der Tapetenzellen gelöst werden und daß während der Tetradenteilung das Eintreten ihres Inhalts in das Pollenfach erfolgt. Da die Kerne des Plasmodiums starke Veränderungen in Form und Struktur erfahren, so schließt Tischler daraus auf Stoffwechselvorgänge; mit dem weiteren Wachstum der Pollenkörner erfolgt eine allmähliche Resorption des Plasmodiums.

Im Gegensatz zu dieser echten Periplasmodiumbildung steht das Verhalten anderer Monokotyledonen. Bei *Alisma plantago* sind zur Zeit, in der die jungen Pollenkörner bereits fertig sind, die Plasmahalte der Tapetenzellen gesondert, »doch sprechen die in den Einzelplasmodien vorhandenen chromatinreichen Kerne, deren Struktur denen der übrigen *Helobiae* gleicht, für einen nahen Anschluß dieser etwas abweichenden Gattung an die anderen *Helobiae*«. Bei *Sparganium ramosum* fand Tischler auch zwischen den Pollenkörnern Plasmamassen, die aus den Tapeten herkommen, aber die Kerne zeigen keine Anzeichen einer besonderen Aktivität. Die Liliacee *Convallaria majalis*, die Dioscoreacee *Tamus communis*, die Bromeliaceen *Cryptanthus acaulis* und *C. bivittatus* bilden kein

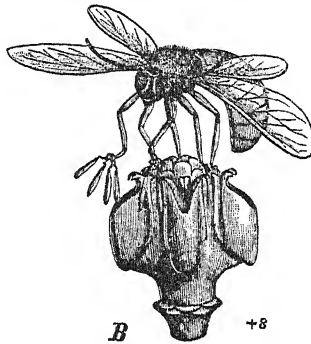


Fig. 32. *Asclepias Cornuti* Deene. Blüte nach Entfernung des Kelches und der Blumenkrone, von einer Wespe besucht, welche aus einer andern Blüte entnommene Pollinien mit sich führt. (Nach Schumann.)

Periplasmodium. Es findet sich wohl im Pollenfach ein Schleim, der schließlich auch resorbiert wird, und es ist wohl möglich, daß er durch Tätigkeit des Tapetums gebildet wird; aber dieses selbst bleibt peripher. Nach Strasburger scheint auch bei *Iris* die Bildung eines Periplasmodiums zu unterbleiben, nach Bonnet bei *Yucca*, *Asphodelus albus* und *Hemerocallis fulva*. Es sind somit Anzeichen vorhanden, daß die Liliifloren bezüglich des Periplasmodiums im Gegensatz zu den *Spathiflorae* und *Helobiae* stehen,

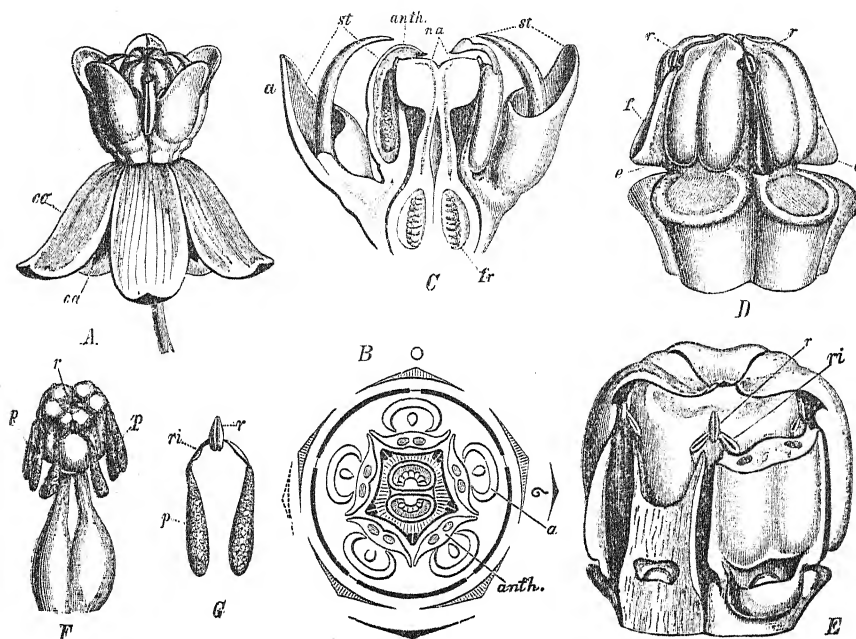


Fig. 33. *Asclepias Cornuti* Decne. A Blüte geöffnet, mit zurückgeschlagenem Kelch (ca) und Blumenkrone (co); die Staubh. um den Stempel herum zusammenneigend; B Diagramm der Blüte; C Längsschnitt durch den Stempel und das Androeum; st 2 Staubh., das eine im Längsschnitt, anth die fertile Hälfte mit 2 Pollenfächern, a die sterile, tutenförmige, zum Nektarium umgebildete mit hornförmigem Fortsatz; na der Narbenkopf. — D Das Androeum nach Entfernung der sterilen als Honigbehälter dienenden Hälften; e seitliche Ausbreitung der fertilen Staubblatthälfte; f der von denselben gebildete Schlitz, in welchem der Insektenfuß und später ein Staubkölbchen sich fängt und hinter welchem die allein der Befruchtung zugängliche Stelle, die Narbenkammer, versteckt liegt; r über dem Schlitz f der drüsige, zuletzt hornartig gewordene, am Grunde gesplante Klemmkörper, mit welchem je 2 Pollinarien in Verbindung stehen, wie dies bei F noch deutlicher zu sehen ist. Wenn der Fuß von Insekten in den Schlitz f geraten ist und dieselben den Fuß in die Höhe ziehen, kommt er mit dem Klemmkörper in Berührung; dieser wird abgerissen, zugleich mit ihm werden aber auch die ihm fest anhängenden Pollinarien herausgehoben. — E Junges Stadium des Androeums; von 2 Antheren sind Teile weggeschnitten; die Honigbehälter sind noch schwach entwickelt. Die Anlage der Klemmkörper r und der von ihnen nach den Antherenfächern hin gehenden Rinnen ri tritt deutlich hervor. — F Gynaeceum mit den anhaftenden Pollinarien frei präpariert. — G ein Klemmkörper mit den Verbindungsfiliden und 2 Pollinarien. (B nach Eichler, D nach H. Müller, E nach Payer, A, C, F, G Original.)

doch bedarf es meines Erachtens noch Hunderter von Untersuchungen, bevor man das gewiß sehr beachtenswerte Merkmal für die Systematik zu verwerten in der Lage sein wird.

Wie schon bemerkt, bedingt das Verhalten des Endotheciums das Öffnen der Antherenfächer, in den meisten Fällen durch einen Längsspalt, indem sich die Wand bogig zurückkrümmt. Besonders zu beachten sind für die Erklärung des Öffnungsmechanismus die faserigen Verdickungsleisten der Zellen des Endotheciums; sie verlaufen an den Seitenwänden annähernd parallel gegen die Tapetenschicht und treten an der Innenwand radial zu einem Stern zusammen (Fig. 35 A, C); gegen die Außenwand werden sie schwächer und lassen diese frei (Fig. 35 C). Wenn die fibrösen Zellen beim Eintrocknen ihr Füllwasser verlieren, so muß die auf der Innenseite durch die Verdickungsschichten gefertigte

Zelle an der schwach verdickten Außenseite in der Richtung senkrecht zu den Verdickungsstreifen eine Verkürzung erfahren. Es ist nun von verschiedenen Autoren angenommen worden, daß die Ursache der Krümmungsbewegungen der Antherenwandungen auf hyroskopische Veränderungen der Zellwände zurückzuführen sei. Demgegenüber ist vor allem von Steinbrinck seit 1908, von Jost, Hannig und auch von Haberlandt

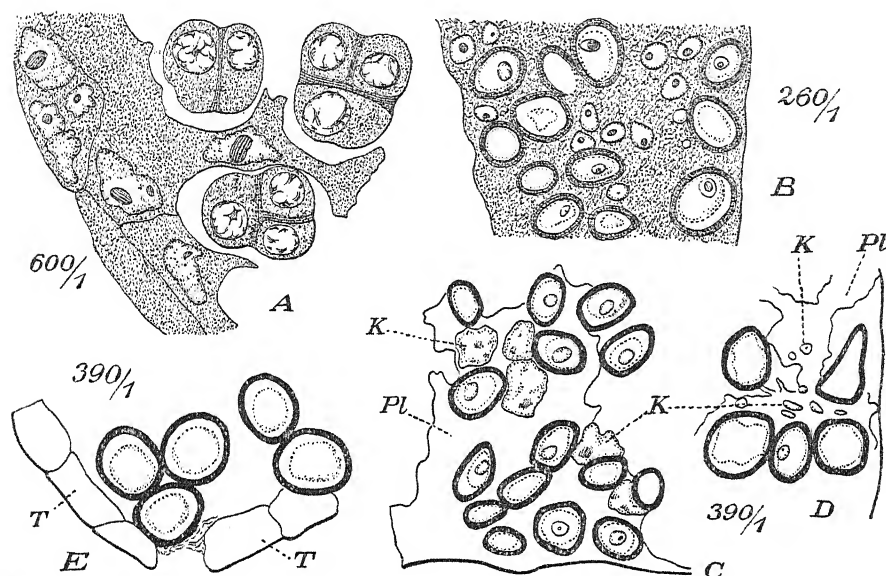


Fig. 34. A, B Periplasmodiumbildung bei *Commelina coelestis* Willd. A Die Pollenmutterzellen haben ihre Tetradenteilung vollendet und das kernhaltige Periplasmodium schiebt sich zwischen die isolierten Pollenmutterzellen ein; B Das Periplasmodium hat alle Hohlräume zwischen den jungen voneinander ganz isolierten Pollenkörnern völlig ausgefüllt. — C *Butomus umbellatus* L., das Periplasmodium mit seinen Kernen K zwischen und um die ihre Exine bildenden Pollenkörner ausgebreitet. — D *Sparganium ramosum* L., Periplasmodium wie in C. — E *Tanus communis* L., Tapetenzellen T zur Zeit des nahezu reifen Pollens; kein Periplasmodium. (Nach Tischler.)

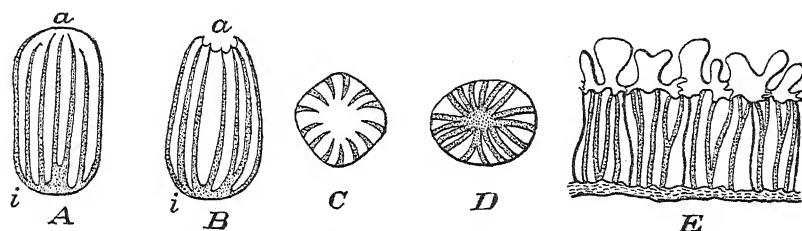


Fig. 35. A—C *Lilium candidum* L. A Isolierte Faserzelle der Anthere in feuchtem Zustande; B dieselbe im austrocknenden Zustande; C Innenansicht einer feuchten Faserzelle; D Außenansicht einer solchen. — E *Lilium umbellatum* Hort. (L. dauricum Ker-Gawl.). Querschnitt durch die Antherenwand im geöffneten Zustande mit starken Einfaltungen der Wände des Exotheciums oder der Epidermis. (A, D nach Steinbrinck, E nach Hannig.)

(Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl., S. 519) die Auffassung vertreten worden, daß es sich bei der Verkürzung nicht um einen Schrumpfungsprozeß handeln kann, da dieselbe schon eintritt, während das Lumen der Zelle noch mit Wasser erfüllt ist. Unter dem Einfluß des Zuges, der vom verdunstenden Füllwasser ausgeht, legen sich die dünnen, zwischen den Fasern befindlichen Teile der Radialwand in Längsfalten und ermöglichen so die Volumenabnahme der Zelle. Da die Kohäsion der Wasserteilchen untereinander und ihre Adhäsion an die Zellwände so groß ist, daß bei der Volumenverkleinerung der zusammenschrumpfende Wasserkörper die Zellwände in Falten hinter sich herzieht, wird

diese Erklärung als **Kohäsionstheorie** bezeichnet. In stark wasserentziehenden Lösungen ($MgCl_2$, konz. Rohrzuckerlösung) öffnen sich Antherenquerschnitte mittels des Kohäsionsmechanismus. Wenn sich Antheren im wasserdampfgesättigten Raum öffnen, so ist dabei zu berücksichtigen, daß dies nur dann geschieht, wenn die Antheren von direktem Sonnenlicht getroffen werden, da die Absorption der Lichtstrahlen die Temperatur in der Umgebung der Antheren um mehrere Grade erhöht und so reichliche Wasserabgabe bewirkt. Die Faserzellen bleiben oft noch tagelang wasserhaltig, wenn die Öffnung der Antheren beginnt. Die Zellen des Exotheciums zeigen bei der Antherenöffnung auffällige Einfaltungen, ebenfalls infolge des Kohäsionsmechanismus. Hygroskopische Austrocknung und Krümmung der Membranen kann im allgemeinen erst in Betracht kommen, wenn die Antheren schon längere Zeit vollständig geöffnet waren. (Nach Jost und Hannig).

VIII. Die Fruchtblätter (Megasporophylle, Makrosporophylle) und das Gynäzeum.

Die Fruchtblätter (Carpelle, Carpiden) und ihre Teile werden am leichtesten verständlich, wenn wir von einem Fruchtb. oder Stempel (Pistillum) irgendeiner Schmetterlingsblüte (Erbse, Bohne) oder einer Ranunculaceae ausgehen. Hier-

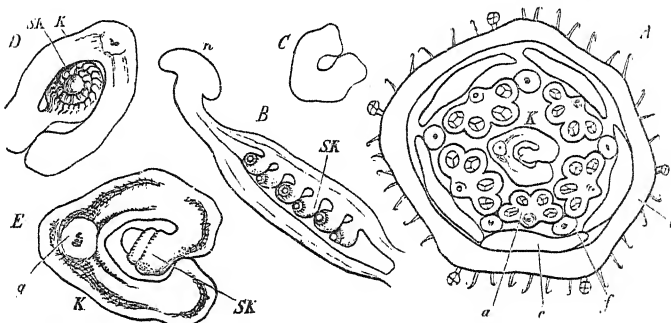


Fig. 36. Beispiel eines aus einem Fruchtb. (Carpell, Carpide) gebildeten Stempels. *Phaseolus vulgaris* L. A Querschnitt durch die Blütenknospe; l Kelchröhre, c Kronenb., f Staubfäden der äußeren Staubb., a Antheren der inneren Staubb., k Carpell. — B Längsschnitt des Carpells; Fruchtknoten mit den Samenanlagen sk; gr Griffel; n Narbe. — C, D, E Querschnitte durch Carpelle verschiedenen Alters; dieselben sind in der Jugend nicht immer geschlossen. (Nach Sachs.)

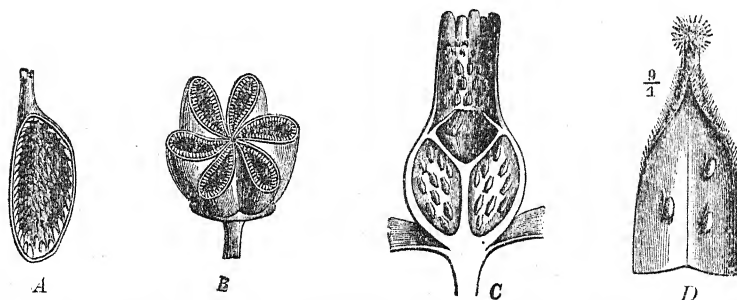
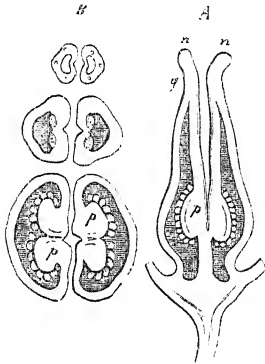


Fig. 37. Beispiele von Carpellen, welche auf der ganzen Innenfläche ihres Fruchtknotens, mit Ausnahme des Mittelstreifens, mehr oder weniger Samenanlagen tragen. A, B *Butomus umbellatus* L. — C *Barclaya longifolia* Wall. — D *Cabomba aquatica* Aubl.

bei sieht man deutlich, daß dieselben durch Verwachsung der beiden Ränder eines Blattes zustande gekommen sind; die Verwachsungsstelle wird durch die der Blütenachse zugekehrte Naht, die **Bauchnaht** (*Sutura ventralis*), bezeichnet, während der Mittelnerv des Fruchtb. **Rückennaht** genannt wird. Der oberste, die Spitze des Fruchtb. einnehmende, mit kleinen papillenförmigen Zellen besetzte, häufig eine süße oder klebrige Flüssigkeit aussondernde Teil ist die **Narbe** (*Stigma*), der darunter befind-

liche, fadenförmige der Griffel (Stylus oder Stilus), seine Höhlung der Griffelkanal, der unter diesem befindliche angeschwollene, bauchige Teil der Fruchtknoten oder das Ovarium.

Nur in seltenen Fällen entstehen an der ganzen Innenfläche des Fruchtknotens Samenanlagen, wie z. B. bei *Butomus umbellatus* L., aber auch da ist wie bei *Cabomba* und



Beispiele von Carpellern, welche an ihrer Bauchseite mit stark angeschwollenen Samenleisten, Placenten versehen sind, auf denen zahlreiche Samenanlagen sich entwickeln.

Fig. 38. 2 nur am Grunde vereinigte Carpelle von *Bergenia cordifolia* (Haw.) Engl. A Längsschnitt; B Querschnitte in verschiedenen Höhen. — g Griffel, n Narbe, p Plazenta. (Nach Sachs.)

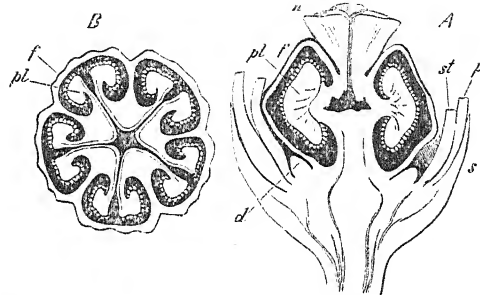


Fig. 39. *Chimophila umbellata* (L.) Nutt. A Schematischer Längsschnitt, B Querschnitt durch den von 5 Fruchtb. oder Carpellern gebildeten Stempel; die Ränder jedes Fruchtb. sind stark nach innen gekrümmt und verdickt. — s Kelchb., p Kronenb., st Staubfaden, d Nektar ausscheidende Auswüchse (= Drüsen-) der Blütenachse, f Fruchtknoten, pl Plazenta. (Nach Sachs.)

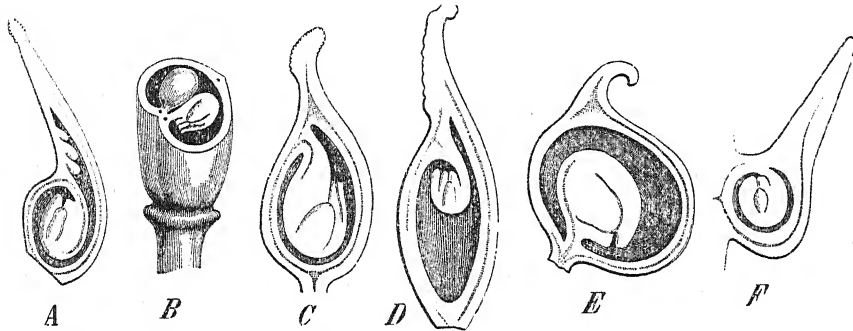


Fig. 40. Beispiele von Carpellern, welche an ihrer Bauchseite nur 2 Reihen von Samenanlagen (B) oder gar nur eine Samenanlage tragen. Sämtlich *Ranunculaceae*. A *Anemone nemorosa* L.; B *Delphinium consolida* L.; C *Callianthemum rutifolium* C. A. Mey; D *Thalictrum minus* L.; E *Ranunculus acer* L.; F *Myosurus minimus* L. (Nach Prantl.)

anderen *Nymphaeaceae*, wo die Samenanlagen entfernter voneinander stehen, die Rücken- naht des Carpells immer ausgenommen (Fig. 37).

In der Regel sind es nur die häufig etwas angeschwollenen Randteile der Fruchtb., welche Samenanlagen tragen; sie werden *Placenten* genannt. An denselben stehen die Samenanlagen entweder in mehreren oder 2 Reihen oder auch nur in einer, oder es kann auch schließlich das Carpell an seiner Plazenta nur eine einzige Samenanlage tragen (Fig. 38—40).

In den meisten Fällen ist der Griffel endständig; es kommt aber auch nicht gerade selten vor, daß derselbe seitenständig oder grundständig ist (Fig. 41).

In sehr vielen Fällen enthalten die Blüten mehr als ein Carpell; man bezeichnet sowohl das einzig vorhandene wie auch die Gesamtheit der Carpelle einer Blüte als *Gynä-*

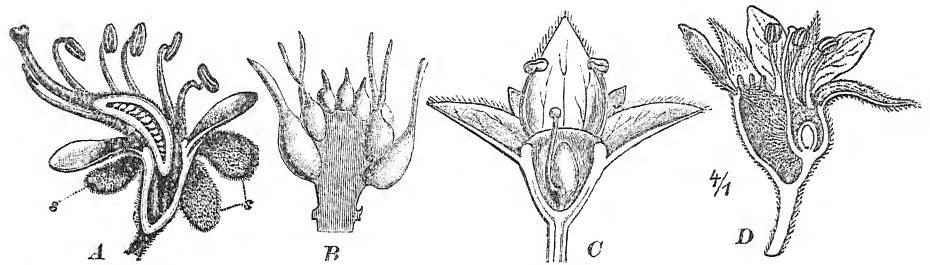


Fig. 41. A *Peltogyne paniculata* Benth., Stempel aus einem Fruchtb. gebildet, mit endständigem Griffel. — B *Ouratea nana* (St. Hil.) Engl., monströse Blüte im Längsschnitt mit freien Carpellen und endständigen Griffeln, während in der normalen Blüte die in gleicher Höhe stehenden Carpelle durch einen einzigen polymeren grundständigen Griffel vereinigt sind. — C *Alchimilla alpina* L., mit grundständigem Griffel. — D *Parinari curatellifolium* Planch., ebenfalls mit grundständigem Griffel.

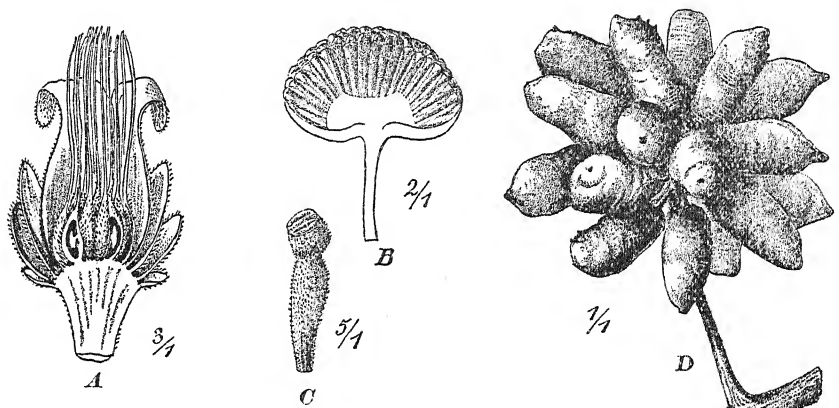


Fig. 42. Beispiele von oberständigem apocarpem Gynäzeum. A *Triclisia Saculeuxii* (Pierre) Diels (*Mentispermaceae*). — B—D *Uvaria chamae* Pal. Beauv. (*Anonaceae*), B Längsschnitt durch das Andrözeum und Gynäzeum, C einzelnes Carpell, D Gynäzeum im Fruchtzustand.

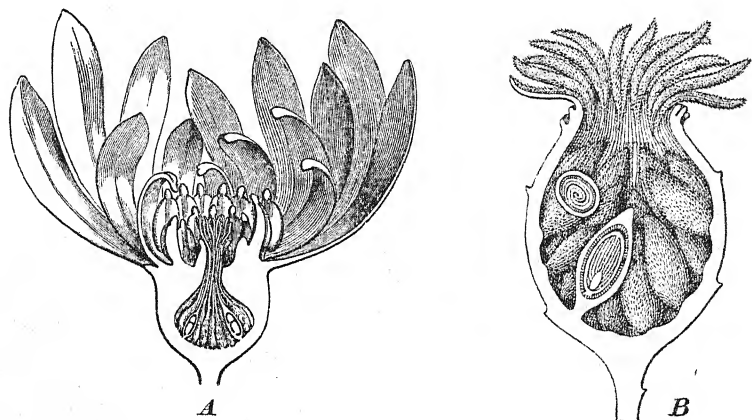


Fig. 43. Beispiele von unterständigen, polycarpen und apocarpem Gynäzeen. A *Calycanthus floridus* L., Längsschnitt durch die Blüte. — B *Calycanthus occidentalis* Hook., Längsschnitt durch die fruchttragende Blütenachse.

zeum. Wenn die Carpelle frei sind, so ist das Gynäzeum *apocarp*; wenn sie dagegen teilweise oder vollständig untereinander vereinigt sind, dann ist es *syncarp*. In beiden Fällen kann es, je nach der Gestaltung der Blütenachse, oberständig, mittelständig oder unterständig sein. Oberständig ist das Gynäzeum bei hypo-

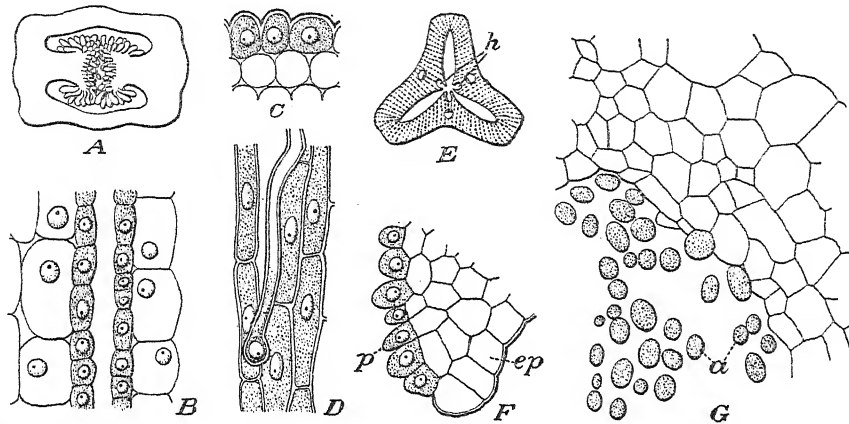


Fig. 44. Leitungsgewebe für die Pollenschläuche im Griffelkanal und Ovarium. *A* *Anthurium scandens* Aubl., Querschnitt durch den oberen Teil des Ovariums, in der Höhe der Gabelung des Griffelkanals. — *B* *Aponogeton distachyus* Thunb., Längsschnitt durch den Griffelkanal. — *C* *Eucomis punctata* L'Hér., Gewebe aus dem Griffelkanal. — *D* *Convallaria majalis* L., Pollenschlauchende in Berührung mit dem Leitungsgewebe des Griffelkanals. — *E* *Iris florentina* L., Querschnitt durch den Griffel, bei *h* kleine, mit Leitungsgewebe versehene Furche des Kanals, an dessen Stelle in den großen Höhlungen sich eine gewöhnliche Epidermis befindet. — *F* Teil *h* des Schnittes *E* stärker vergrößert. — *G* *Allium moly* L., Querschnitt durch den Griffel, *a* im Kanal losgelöste Zellen mit verschleimenden Wänden. (*A*–*F* nach Guéguen, *G* nach Chodat.)

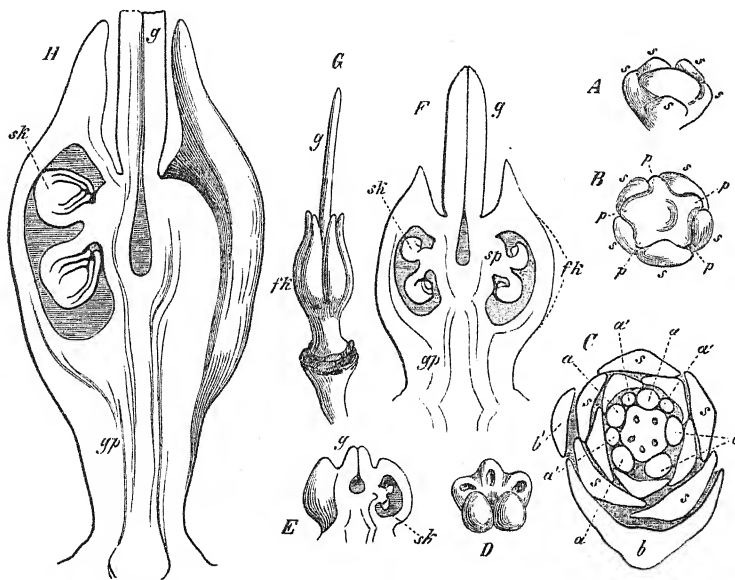


Fig. 45. Vereinigung von mehreren Fruchtbl. zur Bildung eines Stempels. In diesem Fall erfolgt die Vereinigung der Carpelle nur am Grunde; Übergang vom apocarpem zum syncarpem Gynäzeum. — *Dictamnus albus* L. *A* junge Blütenknospe nach Anlage der Kelchb. *s*; *B* etwas ältere Knospe nach Anlage der Blumenb. *p*; *C* noch ältere Knospe im Querschnitt (*b* Tragb., *v* ein Vorb., *s* Kelchb., *a* und *a'* Staubbb.), in der Mitte die Anlage des von 5 am Grunde zusammenschließenden Fruchtbl. gebildeten Fruchtknotens. — *D*–*H* Entwicklung des Fruchtknotens *fk*. (*sk* Samenanlage, *g* Griffel). (Nach Sachs.)

gynischer, mittelständig bei perigynischer, unterständig bei epigynischer Insertion der übrigen Blattgebilde der Blüte (s. oben S. 7 u. 8). Je nachdem das Gynäzeum aus 1, 2 oder viel Carpellern besteht, heißt es monocarpisch, dicarpisch, polycarpisch.

Wenn mehrere Fruchtb. sich zu einem Stempel vereinigen, so können dabei die Griffel und Narben wenigstens in ihren oberen Teilen voneinander getrennt bleiben und man kann häufig leicht aus der Zahl der getrennten Griffel und Narben die Zahl der an der Bildung des Stempels beteiligten Fruchtb. bestimmen. Jedoch können auch bisweilen einzelne Griffel und Narben abortieren. Sehr häufig vereinigen sich aber die Griffel und Narben eines syncarpen Gynäzeums untereinander. Hierbei umschließen dann sämtliche Griffelteile einen einzigen, von Papillen oder auch flachen, aber schleimwandigen Zellen

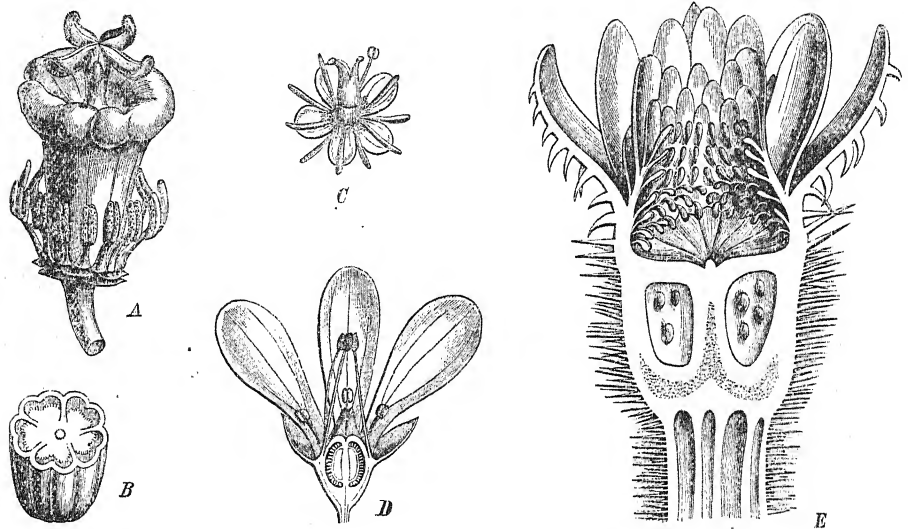


Fig. 46. Vereinigung von Fruchtb. zur Bildung eines Stempels, Vollständige Vereinigung der Samenanlagen tragenden Teile zu einem Fruchtknoten. Syncarpes Gynäzeum. — A, B Oberständiger Fruchtknoten von *Darlingtonia californica* Torr., aus 5 Carpellern gebildet; der Griffel oben in 5 unterseits Narben tragende Schenkel sich teilend. B Querschnitt durch den Fruchtknoten, zeigt die dicken Placenten mit zahlreichen Samenanlagen. — C Oberständiger Fruchtknoten in der Blüte von *Saxifraga geum* L. — D Halbunterständiger Fruchtknoten in der Blüte von *Saxifraga granulata* L. — E Unterständiger Fruchtknoten in der Blüte von *Euryale ferox* Salish.

ausgekleideten Griffelkanal oder Staubweg und enden oben in der mannigfachsten Weise. Die Beschaffenheit der Zellen des Leitungsgewebes im Griffel und Ovarium wird durch Fig. 44 erläutert. Nicht immer sind die ganzen freien Griffelenden mit den Narbenpapillen besetzt, welche durch ihr Sekret die Keimung der Pollenzellen oder Mikrosporen bewirken, sondern häufig ist nur ein kleiner Teil des oberen Griffelendes in der physiologischen Funktion der Narbe zu erfüllen, weshalb auch genauer dieser Teil allein als Narbe oder als Narbengewebe bezeichnet wird.

Die flächenförmige Ausbreitung der Griffelenden ist bisweilen für die Pflanzen insofern von Vorteil, als sie den darunter befindlichen Antheren einen Schutz gewährt und verhindert, daß der Pollen durch vorzeitige Befechtung durch Regen oder Tau zu nutzlosem Auskeimen gebracht wird. Dies ist z. B. bei *Iris* und *Sarracenia* der Fall, bei welchen Gattungen der Blütenstaub durch Insekten abgestreift und auf die Narbe anderer Blüten übertragen wird. In anderen Fällen, wie z. B. in den durch Fig. 47 D und F illustrierten, erleichtert die tellerförmige Erweiterung des Griffels in den Narbenteil das Auffangen der durch den Wind herangewehten Pollenkörner. Nicht selten bemerkt man an den Griffeln unterhalb des mit Narbenpapillen besetzten Teiles Haarkränze, Haarbüschel, Verdickungen, trichterförmige oder becherförmige Erweiterungen. Bei genauerer Besichtigung der mit solchen Griffeln versehenen Blüten kann man sich meistens leicht davon überzeugen,

daß diese Gebilde an dem Griffel als Fegapparate oder auch als Blütenstaub sammelnde Apparate fungieren; sie finden sich gewöhnlich in Blüten, deren nach innen sich öffnende Antheren zu einer Röhre zusammenneigen oder verwachsen sind, und an Griffeln, welche erst von den Antheren überragt sind, dann aber über dieselben hinaus wachsen; auch kann man sich immer leicht davon überzeugen, daß die mit Narbenpapillen besetzten Teile während der Zeit, in welcher sie durch die Antherenröhre hindurchgehen, ± fest zusammenschließen und nur mit ihrer nicht empfängnisfähigen Seite die geöffneten Pollensäcke be-

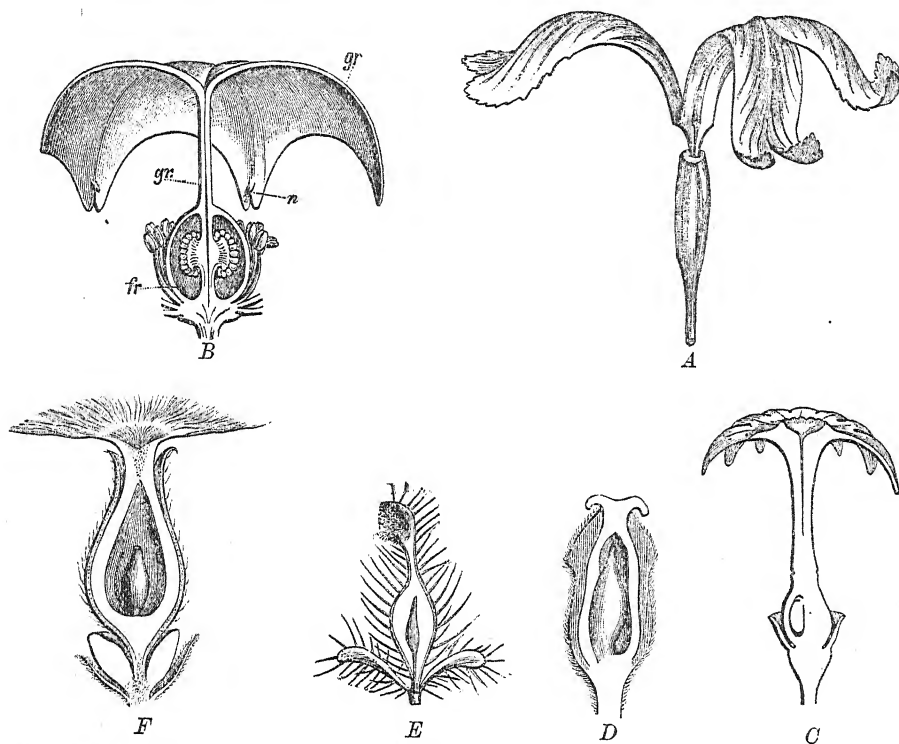


Fig. 47. Beispiele von Stempeln mit blattartig oder stark verbreiterten Griffeln. A *Iris sibirica* L. Die Griffel der den Stempel zusammensetzenden 3 Fruchtb. sind 2lappig und tragen auf ihrer Unterseite am vorderen Ende eine Narbenöffnung, welche durch ein kleines, auf der nach oben gewendeten Seite mit Papillen besetztes Lättchen bedeckt ist; dasselbe ist in dieser Stellung nicht sichtbar. — B *Sarracenia purpurea* L., Längsschnitt durch das aus 5 Carpellen gebildete Gynäzeum, die 5 Griffel vereinigt und oben eine breite Scheibe bildend, an deren 5 Ecken sich unterseits kleine Narben befinden. — C *Hura crepitans* L. (*Euphorbiaceae*), ♀ Blüte; die Narbe befindet sich am Scheitel in der Mitte. — D *Pourouma triloba* Tréc. (*Moraceae*), Längsschnitt durch die ♀ Blüte. — E *Myriocarpa densiflora* Benth. (*Urticaceae*), Längsschnitt durch die ♀ Blüte. — F *Villebrunea integrifolia* Gaudich. (*Urtic.*), ebenso. — fr Fruchtknoten, gr Griffel, n Narbe.

rühren, so daß also der Pollen derselben Blüte wohl auf den Feg- oder Sammelapparat, aber nicht auf die Narbe derselben Blüte gelangt. Vielmehr wird der ausgelegte und angesammelte Pollen von Insekten abgestreift und auf die geöffneten Narben anderer Blüten gebracht.

Sehr häufig sind die Narben deutlicher vom Griffel abgesondert und mannigfach gestaltet. Es ist kaum nötig, hier alle die meistens leicht verständlichen Bezeichnungen, welche die Gestalt der Narben betreffen, aufzuführen. Dagegen sei darauf aufmerksam gemacht, daß diejenigen Pflanzen, deren Blüten von Insekten besucht werden, und deren Bestäubungsprozeß durch diese Insekten vermittelt wird, meist kleine, einen klebrigen Saft ausscheidende Narben besitzen, während anderseits bei den Pflanzen mit unansehnlichen, nicht der Anlockung dienenden Blütenhüllen die Narben groß oder reich verzweigt

sind und demzufolge den in der Luft herumgewehten, trockenen Pollen leicht auffangen. Dasselbe Resultat wird auch bisweilen dadurch erreicht, daß zahlreiche Blüten mit kleineren Narben in dichten Knäueln beieinanderstehen. Wegen dieser einerseits der Bestäubung durch die Insekten, anderseits der Bestäubung durch den Wind entsprechenden Anpassungen nannte man den einen Teil der Pflanzen insektenblütig, entomophil, den anderen Teil windblütig, anemophil. Zu letzteren gehören übrigens auch die Gymnospermen.

Die genauere und vergleichende Untersuchung der Narben ist von größerem Interesse, doch kann hier nicht spezieller darauf eingegangen werden. Es sei aber auf zwei

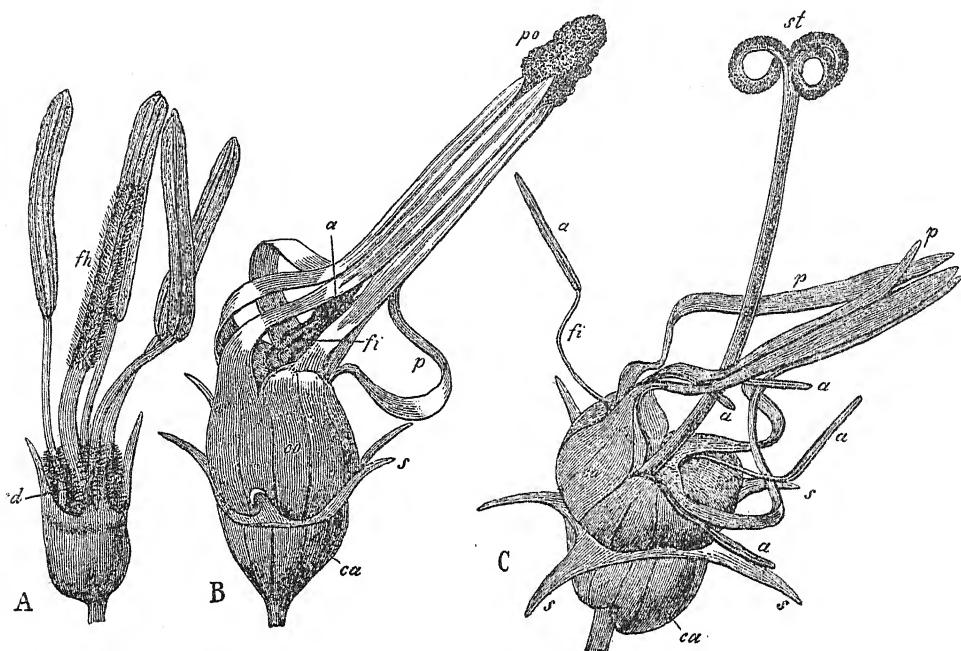


Fig. 48. *Phyteuma Michellii* All. Verhalten des Griffels und der Narben, sowie der Staubb. vor und nach der Bestäubung. A Junge Knospe nach Entfernung der Blumenkrone, eines Staubb. und nach Auseinanderzerrung der das mit Feghaaren versehene Griffelende einschließenden Antheren. — B Blüte im männlichen Zustande, nachdem die Griffelbürste mit ihren Feghaaren den Pollen aus den Antheren herausgepreßt hat. — C Blüte im zweiten (weiblichen) Stadium mit zurückgezogenen Abschnitten der Blumenkrone, abstehenden und entleerten Antheren und zurückgekrümmten, ihre Narben der Insektenbestäubung darbietenden Griffelschenkel. — ca Kelch mit der becherförmigen Blütenachse, s Kelchblattzipfel, co Blumenkrone, p Abschnitte der Krone, fi Staubfaden, a Staubbeutel, po Pollen, st Narben tragende Griffelschenkel, sd Saftdecke, fh Griffelbürste mit den Feghaaren. (Nach Hermann Müller.)

Abhandlungen hingewiesen, an welche weitere Forschungen anknüpfen können. C. Schwarz und K. Wehsarg behandeln die Form der Stigmata vor, während und nach der Bestäubung bei verschiedenen Familien in Pringsheims Jahrbüchern XV (1884) 178. Wichtiger ist die Abhandlung von Guéguen: Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmat des Phanérogames (I. Monocotyledones, Apétales et Gamopétales), in Journal de botanique, XV 265, XVI 15 (1901, 1902). Der Verfasser untersucht sowohl das tissu collecteur der Narben, wie das tissu conducteur der Griffel und Ovarien und kommt dabei zu Resultaten, welche zeigen, daß auch diese Verhältnisse in der Systematik als Grundlagen für Annahme verwandtschaftlicher Zusammengehörigkeit von Bedeutung sein können. Namentlich findet Guéguen eine große Übereinstimmung bei den Sympetalen.

Der Fruchtknoten oder das Ovarium ist entweder monomer, wenn er nur von einem Fruchtb. gebildet ist, und dann meist 1fächerig, wenn nicht durch Wucherung oder tiefes Einspringen der Nähte »falsche« Scheidewände entstehen, oder er ist polymer,

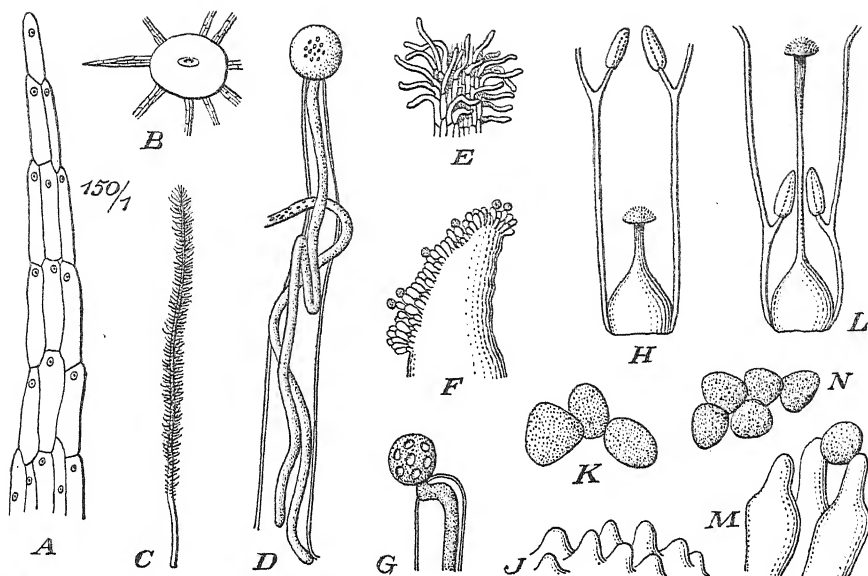


Fig. 49. A *Zea mays* L., Sammelhaar am Ende des Griffels (150/1). — B *Coix lacryma* L., Querschnitt des Griffels am oberen Ende mit den Sammelhaaren. — C, D *Anthoxanthum odoratum* L., C Narbenast, D Vordringen des Pollenschlauchs am Narbenhaar. — E *Scirpus maritimus* L., Teil des Narbenschenkels mit den Sammelhaaren. — F, G *Damasonium alisma* Mill., F Scheitel eines Carpells, G Papille oder Sammelhaar mit einem keimenden Pollenkorn. — H—N *Primula obconica* Hance. H, J, K Teile der kurzgriffeligen Blüte, L—N Teile der langgriffeligen Blüte, J, M Narbenpapillen. (A—G nach Guéguen, H—M nach Chodat.)

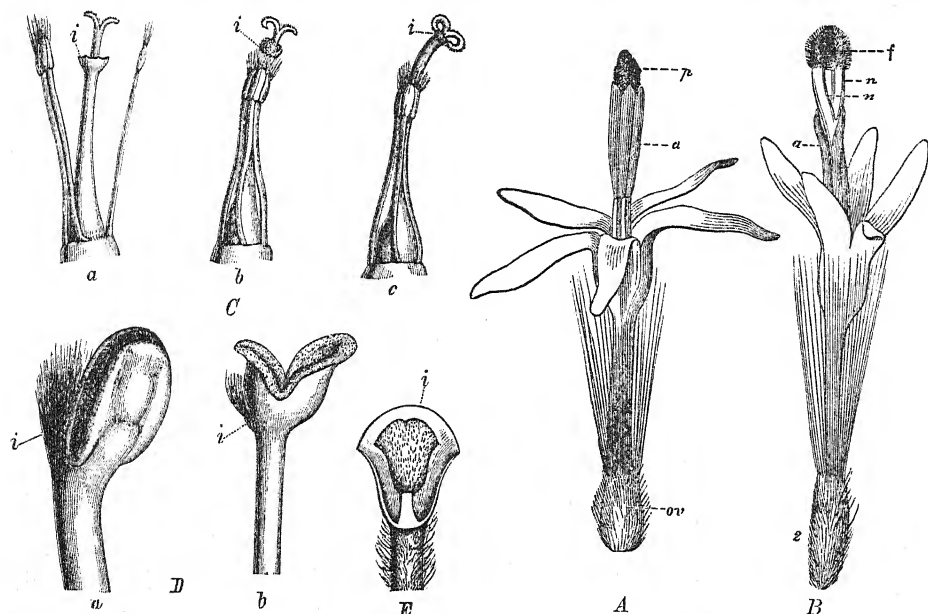


Fig. 50. Beispiele von Erweiterungen oder lokalen Behaarungen des Griffels, welche als Bürstenapparate oder Fegapparate dienen. A, B *Aster linosyris* (L.) Bernh. A Blüte im ersten (männlichen) Zustand, B Blüte im zweiten (weiblichen) Zustand, n Narbenpapillen, p Pollen, f Fegehaare, a Antheren, ov Fruchtknoten. — C *Monopsis debilis* Presl (*Lobelioidae*), a Beschaffenheit des Griffels in der noch geschlossenen Blüte, das vordere Staubb. ist von den hinteren losgetrennt; b und c der Griffel nach dem Herausstreiten aus der von den Antheren gebildeten Röhre. Die tellerförmige Erweiterung des Griffels (f) ist bei b und c mit Pollenkörnern besetzt. — D *Leschenaultia* (*Goodeniaceae*), a *L. biloba* Lindl. mit geschlossenen Griffelschenkeln, b *L. formosa* R. Br. mit geöffneten Schenkeln. Bei i der Fegapparat. — E *Brunonia sericea* Sm. (*Brunoniaceae*), mit becherförmiger Erweiterung des Griffels, welche dessen Narben tragenden Teil umschließt. (A, B nach Herm. Müller, C nach Urban, D, E nach Schnizlein.)

wenn er von mehreren Fruchtb. gebildet ist. Wenn deren Ränder nicht oder nur wenig nach innen gebogen sind, wie die Blattränder einer klappigen oder eingefalteten Knospe, so bleibt er auch 1fächerig, und dann pflegen die Plazenten häufig wandständig (parietal) oder auch zentral (scheinbar axil) zu sein, indem sich die Fruchtblattbasen in der Mitte auf der Achsenspitze mit ihren Samenanlagen erheben. Wenn aber die

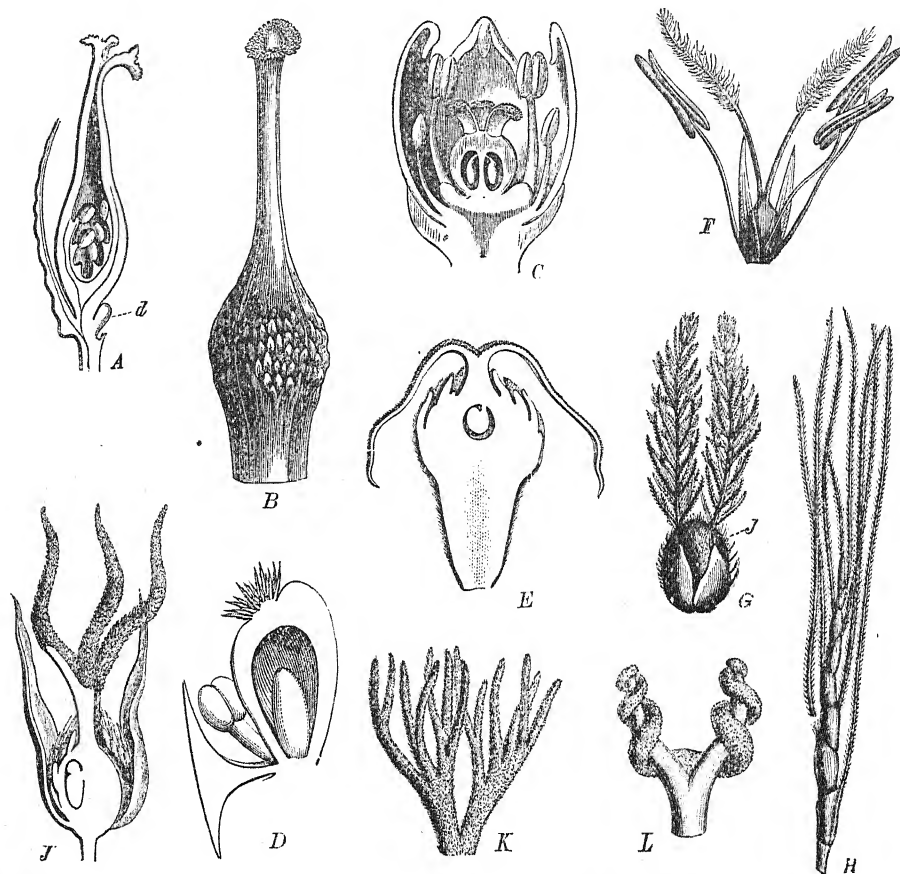


Fig. 51. Verschiedene Formen der Narben. A *Salix alba* L., Längsschnitt durch die ♀ Blüte, zeigt die beiden zweilappigen Narben. — B *Fourcroya longaeva* Karw. et Zucc., Pistill mit kopfförmiger Narbe. — C *Spondias purpurea* L., Längsschnitt durch die Blüte und den mit 5 Narben versehenen Stempel. — D *Peperomia blanda* Humb., Bonpl. et Kunth, Längsschnitt durch das Deckb. und die Blüte. — E *Antiaris toxicaria* Leschenault, ♀ Blüte im Längsschnitt, mit 2 fadenförmigen Narben. — F *Phalaris minor* L., Blüte mit fadenförmiger Narbe. — G *Triticum sativum* Lam. mit sprengwedelförmiger Narbe. — H *Euclaena mexicana* Schrad., mit fadenförmiger Narbe. — I *Ricinus communis* L., ♀ Blüte mit verzweigten Narben. — J *Begonia* Sect. *Casparya*, geweihartig verzweigte Narbe. — K *Begonia* Sect. *Rossmannia*, Griffelschenkel mit spiralig gewundener Narbe.

Ränder weit nach innen vorspringen, so wird der Fruchtknoten mehrkammerig; wenn endlich die Vereinigung aller Fruchtblattränder in der Mitte erfolgt, so wird der Fruchtknoten mehrfächerig. Die Zahl der Fächer richtet sich in der Regel nach der Zahl der Carpelle, wenn nicht einzelne abortieren oder durch Wucherung von der Rückenwand her falsche Scheidewände entstehen, welche die Zahl der Fächer verdoppeln (so z. B. beim Lein, bei den Asperifoliaceen und Labiatis). Ferner kann der Fruchtknoten unten mehrfächerig polymer, oben 1fächerig sein, oder auch oben in monomere Fruchtknoten auseinander gehen, je nachdem die Fruchtblattränder nur unten zusammenstoßen oder oberwärts die Fruchtb. sich auseinander biegen.

In der Regel entspricht die Zahl der Plazenten*) der Zahl der Fruchtbl., welche an der Bildung des Fruchtknotens teilnehmen. Wenn aber die Fruchtblattränder nur am Grunde nach dem Zentrum der Blüte hin gebogen sind und diese basalen Teile der Carpelle gleichzeitig mit der Blütenachse in die Höhe wachsen, wenn ferner dieser Basilartheil des Gynäzeums allein Samenanlagen erzeugt, dann entsteht eine freie, zentrale Plazenta, der man nicht ansieht, wie viele Fruchtbl. an ihrer Bildung Anteil haben, so namentlich bei *Primulaceae* und einzelnen *Caryophyllaceae*. Es kann dann ferner der Fall eintreten, daß im Grunde des Fruchtknotens sich die Plazenta nur sehr wenig erhebt, und

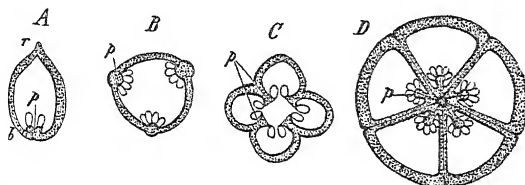


Fig. 52. Schematische Querschnitte von Fruchtknoten. A monomer einfächerig, r Rücken-, b Bauchnaht, p Plazenta; B polymer einfächerig; C polymer mehrkammerig; D polymer mehrfächerig. (Nach Prantl.)

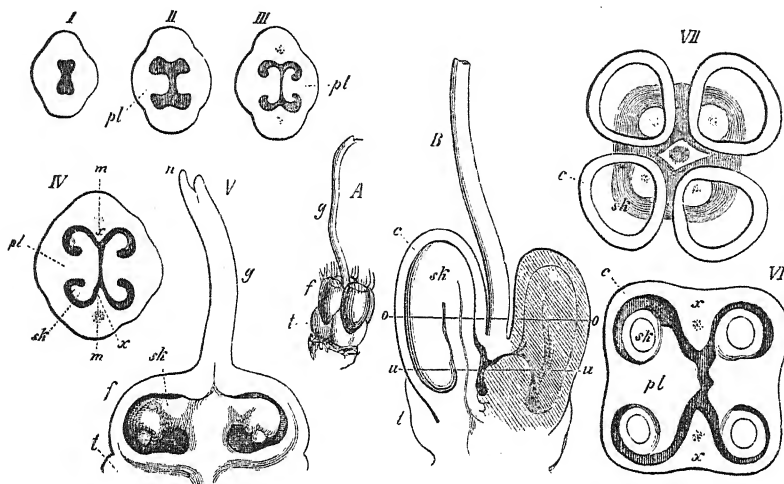


Fig. 53. Entwicklung des Fruchtknotens der Labiate *Phlomis pungens* Willd., zur Demonstration der Fächerung durch falsche Scheidewände. — Alter nach der Reihenfolge von I bis VII. — A ist ein befruchtungsfähiges Gynäzeum von außen gesehen; B ein solches im Längsschnitt. Die Linien o und u bei B entsprechen den Querschnitten VII und VI. — Es bedeutet pl die Plazenta, x die »falschen« Scheidewände, f Fächer des Fruchtknotens, sk Samenanlage, c Wand des Carpell, t Diskus, n Narbe. Die auf diese Weise erzeugten Segmente des Fruchtknotens werden Klausen genannt. (Nach Sachs.)

nur wenige oder auch nur eine einzige Samenanlage trägt. Man hat dann immer daran festzuhalten, daß die endständigen Blätter der Blütenachse, welches die Fruchtbl. sind,

*) Wichtigere Literatur über die Plazentation: A. Braun, Bemerkungen über Plazentenbildung, in Sitzungsber. d. bot. Ver. f. d. Prov. Brandenburg 1874, S. 45 ff. — L. Čelakovský, Über Plazenten und Hemmungsbildungen der Carpelle, Sitzungsber. d. k. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. zu Prag 1875; Vergleichende Darstellung der Plazenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen, Abhandl. der k. böhm. Ges. d. Wiss. zu Prag 1876 (VI. Folge 8. Bd.). — C. v. Nägeli, Theorie der Abstammungslehre, S. 512—513. — Sachs, Lehrbuch der Botanik, alle Aufl. — Strasburger, Die Angiospermen und die Gymnospermen, 1879. — Goebel, Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie (1882) 420 ff. — B. Schäfer, Beitr. zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Plazenten, Flora LXXIII (1890) 62—104. — Goebel, Organographie der Pflanzen, 1. Aufl. 2. Teil (1901) 741, 742; 2. Aufl. 3. Teil (1923) 1621—1626. — R. Wettstein, Handb. der system. Bot., 3. Aufl. (1924) 487.

mit ihren Basalteilen und der Blütenachse vereinigt sind, wie ja überhaupt das Blatt nur eine Ausgliederung der Achse ist. Unter solchen Umständen kann es vorkommen, daß die einzige im Fruchtknoten vorhandene Samenanlage in die direkte Verlängerung der Blütenachse fällt.

Diejenigen, welche nur gelten lassen, was der Augenschein der Entwicklungsgeschichte lehrt, nehmen an, daß in solchen Fällen die Fruchtb. die Funktion, Samenanlagen zu entwickeln, eine Funktion, welche wir von den Cycadaceen an bis in alle Abteilungen der Angiospermen hinein verfolgen können, verloren haben, und daß hier und da plötzlich die Erzeugung der Samenanlage von der Blütenachse übernommen worden sei. Am lehrreichsten ist zur Beurteilung dieser Verhältnisse das vergleichende Studium der Gynäzeen

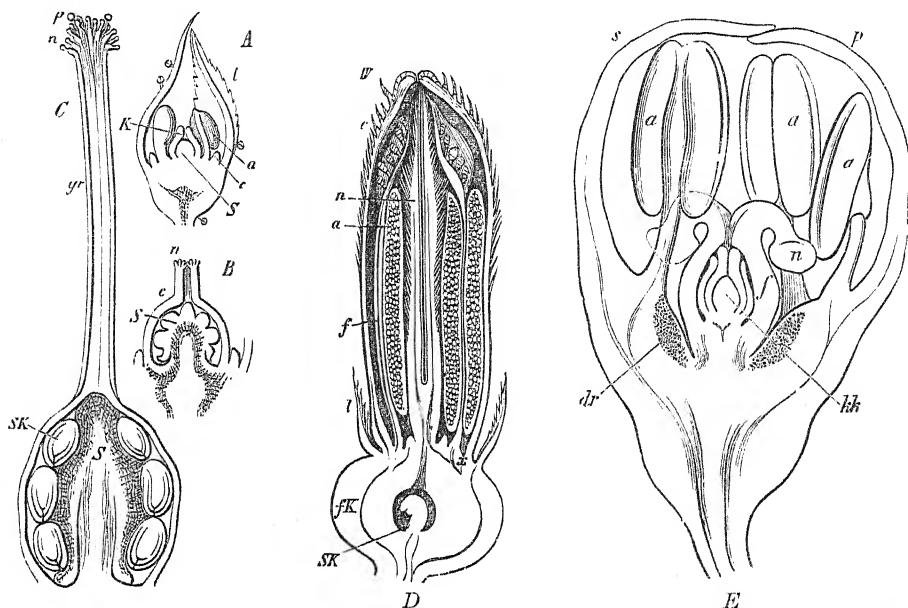


Fig. 54. Beispiele von zentralen, freien Plazenten und grundständigen Samenanlagen. A—C *Anagallis arvensis* L. A junge Blütenknospe im Längsschnitt; l Kelchb., c Blumenkrone, a Antheren, k Fruchtknoten, S Plazenta. — B das weiter entwickelte Gynäzeum nach Anlegung der Narbe n und der Samenanlage an der zentralen Plazenta. — C das zur Befruchtung reife Gynäzeum; p Pollenkörner auf der Narbe n, gr Griffel, S Plazenta mit den Samenanlagen SK. — D Längsschnitt durch eine junge noch geschlossene Blüte von *Helianthus annuus* L.; l der Kelch, f Staubfaden, a Antheren, x das Basalstück der Blumenkronenröhre, fk der unterständige Fruchtknoten mit der Samenanlage SK. — E *Rheum undulatum* L. Längsschnitt der Blüte. s ein B. des äußeren Hüllkreises, p ein solches des inneren, aa 3 der 9 Antheren, f der Fruchtknoten, n die Narbe, hh Kern der grundständigen Samenanlage, dr das Drüsengewebe am Fuß der Filamente, die Nektarien darstellend. (Nach Sachs.)

in solchen Familien, bei denen sehr verschiedenartige Plazentationen vorkommen, wie z. B. bei den *Caryophyllaceae*. Goebel hat in neuester Zeit (*Organographie der Pflanzen*, 2. Aufl. III. [1923] S. 1626) sich über die sich hieran anschließenden Betrachtungen folgendermaßen geäußert: »Wenn wir uns die Centralplacenta ersetzt denken durch eine einzige Samenanlage, so wird diese Samenanlage als ‚terminales‘ Gebilde erscheinen, das am Ende der Blütenachse auftritt. Die vergleichende Betrachtung sieht darin nur das Ende eines Vorgangs, der mit deutlich einem Fruchtblatt entspringenden Samenanlagen beginnt. Deren Zahl wurde verringert, und wenn die Ausbildung der Samenanlage gegenüber der des Fruchtblattes oder der Fruchtblätter zeitlich gefördert ist, so wird leicht verständlich, daß man sie als axile betrachten kann.«

Als Ergebnis unserer Ausführungen über Plazentation läßt sich sagen: Die Samenanlagen zeigen in vielen Gynäzeen ohne weiteres, daß sie Produkte der Fruchtblätter sind. In anderen tritt dies im Verlauf der Einzelentwicklung nicht hervor. Aber diese Fälle lassen sich auffassen als Endglieder von Reihen, die mit blattbürtigen Samenanlagen

beginnen. Es hat eine Abkürzung der Entwicklung stattgefunden. Stellen wir uns auf diesen Standpunkt, so besteht ein Gegensatz zwischen vergleichender Morphologie und Entwicklungsgeschichte nicht.

Auf eine ausführlichere Darstellung der Plazentationsverhältnisse kann hier nicht eingegangen werden, das ist Aufgabe der die einzelnen Familien behandelnden Autoren.

Bau der Samenanlagen der Angiospermen*).

Die Samenanlagen (früher auch als Eichen, Ovula und mit Zugrundelegung einer jetzt nur noch selten vertretenen morphologischen Anschauung als Samenknospen bezeichnet) sind meist durch ein deutlich stielartiges Gebilde, Nabelstrang oder Funiculus, mit der Plazenta verbunden. Bei manchen Familien der Angiospermen, insbesondere bei der großen und sonst in ihren Merkmalen sehr wechselnden Familie der Euphorbiaceen tritt oberhalb des Funiculus und der Mikropyle eine Gewebewucherung auf, welche physiologisch als Leitungsgewebe für den Pollenschlauch dient, nach der Befruchtung größtenteils verschwindet und Obturator (Fig. 56) genannt wird. Der wichtigste Teil der Samenanlage ist der Kern oder Nucellus, welcher einem Megasporangium (Makrosporangium) entspricht. Der Nucellus ist umschlossen entweder von einem einzigen Integument, oder von einem inneren und einem äußeren Integument, welches letztere meistens nach dem inneren zur Entwicklung kommt, bisweilen auch ganz ohne Integument.

Ist der Nucellus der Samenanlage dick, kräftig und vielzellig, wie bei den meisten archichlamydeen Dikotyledonen, dann wird er nach Warming als eusporangiat bezeichnet; ist der Nucellus aber wenigzellig, oft nur aus einer zentralen Zellreihe und einer Oberhaut bestehend, wie bei vielen Metachlamydeae oder Sympetalen, dann nennt ihn Warming leptosporangiat. Nach diesem Merkmal unterscheidet Van Tieghem Dicotyledones crassinucellées und tenuinucellées. Derselbe Autor bezeichnet ferner die Samenanlage als ein ovule perpariété, wenn die Wandung der Megaspore ausdauert, als ovule transpariété, wenn diese Wandung schwindet, resorbiert wird. Zwei Integumente finden sich an den eusporangiaten Samenanlagen der meisten Monokotyledonen und der großen Mehrzahl der archichlamydeen Dikotyledonen, aber auch bei den leptosporangiaten *Primulaceae* und *Ebenaceae*, den *Orchidaceae*, den *Droseraceae*, *Begoniaceae* und *Parnassia*. Gefäßbündel finden sich nur selten in den Integumenten, z. B. bei den *Fagaceae*, einzelnen *Euphorbiaceae* und *Cucurbitaceae*. Nur ein Integument, das meistens dick und mit Gefäßbündeln versehen ist, besitzen mehrere der früher als *Apetalae* bezeichneten eusporangiaten Familien, wie *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Betulaceae*, *Salicaceae*, einige *Ranunculaceae*, die *Lauraceae* und einige *Rosaceae*. Von leptosporangiaten Familien haben nur ein Integument die meisten *Metachlamydeae* oder *Sympetalae*, mit Ausnahme der *Bicornes*, *Primulales*, *Plumbaginales* und *Ebenales*, welche zwei Integumente besitzen, ferner die Archichlamydeen *Escallonia*, *Cornaceae*, *Hippuris*; während es bei diesen Familien und Gattungen dick ist, ist es bei den *Rafflesiaceae* sehr dünn. Die meisten monochlamydeen leptosporangiaten Sympetalen bilden einen besonders natürlichen Verwandtschaftskreis, bei dem auch Haustorienbildung des Embryosacks eine häufige Erscheinung ist. Noch ist zu bemerken, daß bei einzelnen Eusporangiaten mit 2 Integumenten (z. B. *Geraniaceae* und *Linaceae*), sowie bei den meisten Leptosporangiaten mit einem Integument an der dem Embryosack anliegenden Seite des Integuments sich ein Epithel (auch Tapetum, Endoderm, Endothele genannt) entwickelt.

*) Wichtigere, besonders neuere Literatur: M. J. Schleiden, Über Bildung des Eichens und Entstehung des Embryos bei den Phanerogamen, Nova Acta Leop. Carol. Acad. XIX (1839). — J. G. Agardh, Theoria systematis plantarum, 1853. — L. Čelakovský, Über die morphologische Bedeutung der Samenknospen, Flora 1874. — J. Peyritsch, Zur Teratologie der Ovula, Festschr. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien 1876. — E. Warming, De l'ovule, Ann. sc. nat. Bot. 6 sér. t. V. (1877); Observations sur la valeur systématique de l'ovule, in Minde-skrift for Japetus Steenstrup, 1913. — Van Tieghem, Structure de quelques ovules et parti-qu'on en peut tirer pour améliorer la classification, Journ. de botanique XII (1898); L'œuf des Plantes considéré comme base de leur classification, Ann. sc. nat. Bot. 8. sér. XIV (1901). — Goebel, Organographie der Pflanzen, 1901, S. 800–807; 2. Aufl. III. (1923) 1720–1736. — R. Wettstein, Handbuch der system. Botanik, 2. Aufl. (1911) 440–444; 3. Aufl. (1924) 435–494.

Endlich gibt es Samenanlagen ohne Integument. Bei *Thesium* hat Warming noch ein rudimentäres Integument festgestellt; aber es gibt nicht wenig Fälle, bei denen gar kein Integument entwickelt wird. So bei der Amaryllidaceen-Gattung *Crinum*, bei den Olacaceen *Olar*, *Liriosma*, *Schoepfia*, bei der Gentianaceen-Gattung *Leiphaimos*, den Rubiaceen *Houstonia coerulea* und *H. longifolia*, bei *Loranthus*-Arten, und zwar bei *L. sphaero-*

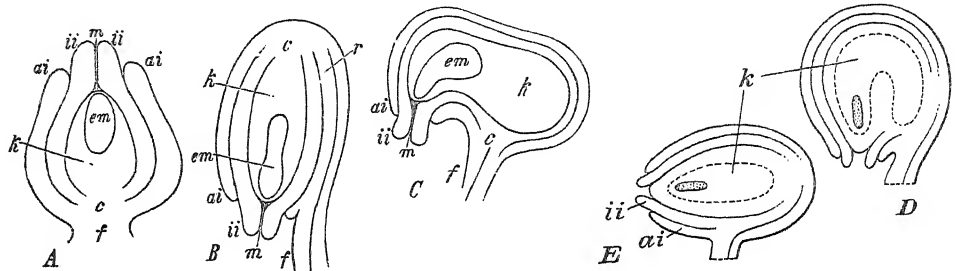


Fig. 55. Schematische Darstellung von Samenanlagen. A geradläufig (atrop oder orthotrop); B anatrop; C campylotrop; D amphitrop; E hemianatrop; f Funiculus, c Chalaza, ai äußeres, ii inneres Integument, m Mikropyle, k Kerngewebe oder Nucellus, em Embryosack, r Raphe. (Nach Prantl.)

carpus an freier Zentralplazenta, welche später mit der Wandung des Fruchtknotens verwächst. Hingegen kommt es bei *L. pentandrus* und *Viscum* nicht einmal zur Ausgliederung von Nucellen, sondern es entstehen die Megasporen oder Embryosäcke in dem Gewebe unterhalb des Fruchtknotens, ohne daß Plazenten gebildet werden (s. auch Abschnitt IX, Befruchtung). Noch weiter geht die Reduktion bei *Balanophora*, wo die

ganze ♀ Blüte aus einem wenigzelligen, flaschenförmigen, in einen langen Hals endenden Körper besteht, der im Zentrum seines Bauchteils eine Megaspore einschließt. Während Treub und Lotsy den ganzen Körper als einen nackten Nucellus ansehen, faßt ihn Goebel als auf das äußerste reduzierte ♀ Blüte auf.

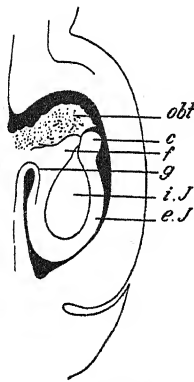


Fig. 56. Längsschnitt durch eine junge Samenanlage von *Ricinus communis* L. obt Obturator, c Caruncula, f Funiculus, g Leitbündel, iJ inneres Integument, eJ äußeres Integument. (Nach Schweiger.)

Bei den typisch ausgebildeten Samenanlagen wird die Ansatzstelle am Funiculus oder an der Plazenta Nabel (hilum) genannt, die Basis des Nucellus, welche nicht immer mit dem Nabel zusammenfällt, heißt *chalaza*. Die Öffnung, welche die Integumente auf dem Scheitel der Samenanlage für den Eintritt des Pollenschlauches lassen, nennt man Mikropyle, doch schließen auch mitunter die Ränder der Mikropyle fest zusammen, so daß kein offener Kanal vorhanden ist, z. B. bei *Cynomorium*, *Gunnera*, *Cannabis*, *Alchimilla* (*Aphanes*) *arvensis*. Die Samenanlage ist geradläufig (gerade, atrop, orthotrop) (Fig. 55 A), wenn die Mikropyle dem Nabel gerade gegenüber liegt, der Nucellus in die Verlängerung des Funiculus fällt. Die Samenanlage ist umgewendet (gegenläufig, anatrop) (Fig. 55 B), wenn der Nucellus mit den Integumenten von seiner Basis an umgewendet ist, und das Integument mit dem Funiculus der Länge nach an der sogenannten Naht oder Raphe »verwachsen« zu sein scheint. Eine Verwachsung liegt aber nicht vor, sondern durch die Krümmung des Funiculus, welche die Spitze des Nucellus eine Drehung um 180° ausführen läßt und diese so neben den Funiculus versetzt,

wird auf der Seite, an welcher der Nucellus dem Integument später anliegt, die Entwicklung des Integuments gehemmt, während die konvexe Seite der Samenanlage in ihrem Wachstum stark gefördert wird. Die Samenanlage heißt krummläufig (camptotrop, campylotrop) (Fig. 55 C), wenn der Nucellus samt den Integumenten selbst gekrümmt ist, aber schwach oder nach einer Seite stärker, hingegen amphitrop (Fig. 55 D), wenn der Embryosack hufeisenförmig nach beiden Seiten stark gekrümmt ist, endlich hemitrop oder hemianatrop (Fig. 55 E), wenn Nucellus und Integumente vom Funiculus um 90° abstehen. Bei den anatropen und

camptotropen Samenanlagen hat man noch zu berücksichtigen, ob die Umwendung oder Krümmung derselben nach der Basis, nach der Spitze oder der Wandung hin gerichtet ist; die Samenanlagen werden mit Rücksicht darauf als apotrop, epitrop und pleurotrop bezeichnet. Ferner hat man hierbei auch auf die Lage der Raphe zu achten; dieselbe wird dorsal genannt, wenn sie der Rückenseite des Carpells, ventral, wenn sie der Bauchseite des Carpells oder der Carpelle zugekehrt ist. Die Mikropyle wird auch bei dem Vorhandensein von 2 Integumenten nicht selten nur von dem inneren gebildet; sind beide Integumente an ihrer Bildung beteiligt, dann unterscheidet man ein Exostom und Endostom. Ein offener Kanal, der bei den porogamen Angiospermen vom Pollenschlauch zum Vordringen nach dem Embryosack und der Eizelle benutzt wird, ist bei vielen Angiospermen (siehe unter Befruchtung) nicht vorhanden. Bei manchen Pflanzen wird von der Plazenta (Euphorbiaceen) oder vom Fruchtknoten ein Auswuchs über der Mikropyle gebildet, der bisweilen diese pfropfartig ausfüllt.

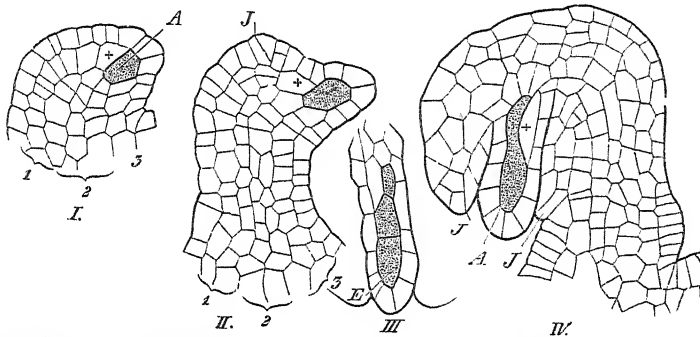


Fig. 57. Entwicklung einer umgewendeten Samenanlage von *Verbascum phoeniceum* L. in axilem Längsschnitt. I Die Samenanlage ist ein kleines, am Fruchtbl. entspringendes Zäpfchen, dessen Längsachse durch stärkeres Wachstum der konvexen Seite etwas gekrümmt ist. A das Archespor oder die Mutterzelle der ♀ Keimzelle, des Embryosackes, vergleichbar einer Zelle *a* in Fig. 22 B, C, D, F, welche zur Mutterzelle von ♂ Keimzellen oder Pollenzellen wurde; + neben der Embryosackmutterzelle liegende Nucelluszelle. — II Älteres Stadium, in welchem J die Anlage des einzigen Integumentes. — III Embryosackmutterzelle oder Archespor in drei Tochterzellen geteilt, von denen die untere zum Embryosack oder zur Makrospore wird. — IV Noch älteres Stadium, in welchem die konvexe Seite durch fortgesetztes stärkeres Wachstum sich noch mehr gekrümmt hat und das Integument mächtiger geworden ist. (Nach Warming.)

Die Entwicklungsgeschichte der Samenanlage zum Samen, deren Kenntnis zuerst wesentlich durch Warming (De l'ovule, in Ann. sc. nat. 6. sér. V. [1878]), Strasburger (Die Angiospermen und Gymnospermen, 1879) und Johnson (Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna, Lund 1881), nach diesen durch zahlreiche andere Forscher*) gefördert wurde, geht beispielsweise folgendermaßen vor sich. Zuerst entsteht an der Plazenta ein kleiner Höcker, indem sich Epidermis und darunter gelegene Zellschichten emporwölben; der untere Teil des Höckers wird zum Nabelstrang, der obere zum Nucellus, welcher ebenso wie ein Pollenfach einer Sporangiumanlage zu vergleichen ist. Nur selten bleibt der Nucellus ohne Integumente, wie bei den Lorantheen und Balanophoraceen, meistens wird er wenigstens mit einem Inte-

*) Es seien noch erwähnt: J. M. Coulter and Ch. J. Chamberlain, Morphology of Angiosperms, 1903, 1908. — A. Ernst, Ergebnisse neuerer Unters. über den Embryosack, in Verh. Schweiz. naturforsch. Gesellsch. 1908. — J. M. Coulter, Relat. of Megaspore to Embryosac in Angiosperms, Bot. Gaz. XLVI (1908). — B. Palm, Studien über Konstruktion und Entwicklung des Embryosacks, Stockholm 1915. — K. V. O. Dahlgren, Der Embryosack von Plumbagella, Arkiv f. Bot. XIV (1915). — P. Claussen, Bemerkung zu der Arbeit Dahlgrens, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1919. — J. L. Rutgers, The female gametophyt of Angiosperms, Diss. Utrecht 1923; Reliqu. Treubianae, Embryosac of Moringa, Ann. Jard. bot. Buitenzorg XXXIII (1923). — K. Goebel, Organographie, 2. Aufl. III. 3 (1923) 1742—1754. — P. Schürhoff, Die Haploidgeneration der Blütenpflanzen (siphonogamen Embryophyten), in Englers Bot. Jahrb. LIX (1924) 198—285. — R. Wettstein, Handbuch der system. Botanik, 3. Aufl. (1924) 487—494.

gument versehen, viel häufiger aber mit zweien. Unterhalb des Nucellus gliedert sich ein Integument aus, welches zum inneren wird, wenn unterhalb dieses ersten ein zweites Integument, das äußere, hervorsproßt. Durch Förderung des Wachstums auf der einen

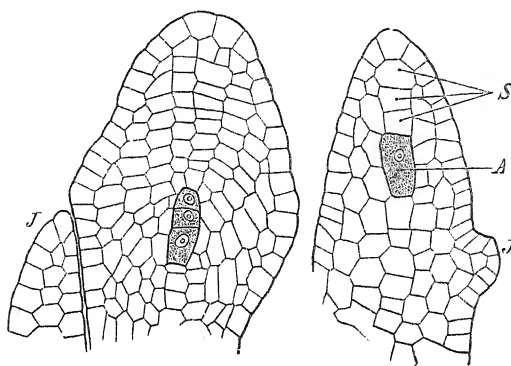


Fig. 58. Entwicklung des Embryosackes bei *Mercurialis annua* L. In beiden Figuren *J* das Integument der jungen Samenanlage. In der Figur rechts *A* die Mutterzelle des Embryosackes, über derselben sind die 3 Zellen *S* durch Teilung einer Schichtzelle entstanden. Dadurch ist die Embryosackmutterzelle, welche anfangs näher am Scheitel des Nucellus lag, tiefer in denselben versenkt worden. Dies geschieht noch mehr durch weitere Teilungen der über *A* liegenden Zellen, wie aus der Figur links ersichtlich ist. In letzterer hat sich auch die Embryosackmutterzelle in 3 Tochterzellen geteilt, von denen die unterste die übrigen verdrängend zum Embryosack oder zu einer ♀ Keimzelle (Megaspore) wird. (Nach Jönsson.)

Seite werden viele Samenanlagen sehr frühzeitig anatrop oder campylotrop. Bezüglich der Einzelheiten vergleiche man Fig. 57 und die dazu gehörige Erklärung.

In dem jungen Nucellus tritt eine axile Zellreihe bald sehr deutlich hervor, welche vergleichbar ist einer radial verlaufenden Zellreihe im jungen Pollenfach. Die Archesporezelle ist die Mutterzelle der Embryosackmutterzelle, über welcher Äquivalente der Schicht- und Tapetenzellen liegen. Wie die Pollenmutterzellen im Pollenfach vergleichbar sind den Mutterzellen von Mikrosporen, so ist die Embryosackmutterzelle vergleichbar einer Mutterzelle von Megasporen (Makrosporen) (vgl. Fig. 58).

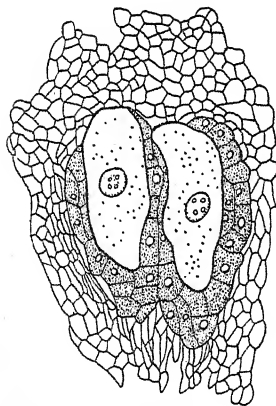


Fig. 59. *Helosis guianensis* Rich. Samenanlage mit mehrzelligem Archespore und 2 jungen Megasporen. (Nach Chodat und Bernard.)

Wie schon aus dem Vergleich der Figuren 57 (*Verbascum phoeniceum*) und 58 (*Mercurialis annua*) hervorgeht, liegt die Embryosackmutterzelle unmittelbar unter der Epidermis, oder sie gerät durch Teilungen einer Schichtzelle tiefer in den Nucellus hinein. Aber es sind auch noch andere Verschiedenheiten in den ersten Entwicklungsstadien der Megaspore beobachtet worden. So wurden in einigen Fällen mehrere oder einige Archesporezellen in einer Samenanlage beobachtet, nämlich bei *Casuarina*, bei der es zur Entwicklung einer mehrschichtigen Gewebemasse und von mehreren Embryosäcken kommt, bei der Balanophoraceae *Helosis guianensis*, ferner bei den *Fagaceae* und *Betulaceae*. Bei Vertretern dieser Familie (*Fagus silvatica*, *Castanea sativa*, *Quercus*, *Betula alba*,

Alnus glutinosa, *Corylus avellana*, *Carpinus betulus*) konnte M. Benson (Contribution to the embryology of the Amentiferae, in Transact. Linn. Soc. 2. ser. III [1894] 409—424, pl. 67—72) zeigen, daß die Entwicklung des Archespors und der Schichtzellen von einer subepidermalen Zellschicht ausgeht, und daß nicht wie bei den meisten Angiospermen eine axile Reihe, sondern mehrere Reihen von Archesporezellen gebildet werden, die durch ein Fußstück regelmäßiger Zellreihen mit der Basis des Nucellus verbunden sind.

In den Zellreihen des vielzelligen sporogenen Gewebes treten häufig schiefe Teilungswände auf, so daß auch spindelförmige Zellen entstehen (*Castanea*, *Corylus*), von denen die unteren bei *Castanea* zu Tracheiden werden, wie sie auch im Nucellus von *Casuarina* vorkommen. Sehr oft ist es schwierig zu entscheiden, ob eine der sporogenen Zellreihen mehr als die andere zur Entwicklung von Embryosackmutterzellen befähigt ist.

Vielzellige Archespore wurden außer bei den Fagaceen und Betulaceen beobachtet bei *Casuarina*, *Salicaceae*, *Juglans* (Karsten), *Thesium intermedium*, *Loranthus*, *Helleborus odoratus* Waldst. et Kit., *Capsella*, *Rosaceen* (nach A. Ernst), wie *Rosa* (Strasburger), *Geum*, *Rubus*, *Sanguisorba*, *Agrimonia* (Alb. Fischer), *Waldsteinia* (Jönsson), *Eriobotrya* (Guignard), *Alchimilla* (Murbeck) u. a., *Helianthemum*, *Benthamia* (*Cornaceae*, Jönsson), bei einzelnen *Asclepiadaceae* und *Rubiaceae*, bei

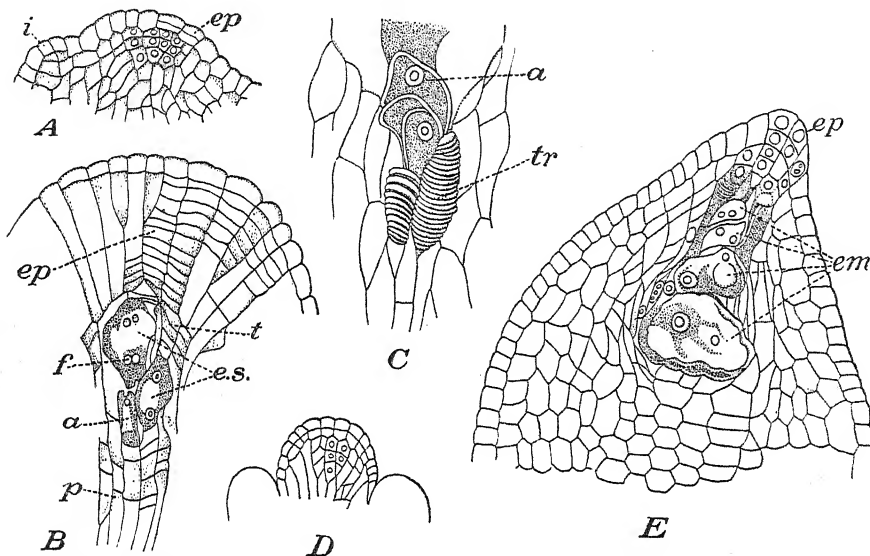


Fig. 60. Mehrzellige Archespore oder sporogenes Gewebe der Samenanlagen von *Fagaceae* und *Betulaceae*: A, B *Fagus silvatica* L., Beginn der Teilung der Epidermis *ep* am Scheitel der Samenanlage, oberhalb der Archesporenmutterzellen, *i* Integument. — B Entstehung von Embryosäcken in 2 benachbarten Reihen, *ep* epidermale Kappe, *t* Tapetum, *e.s.* Embryosäcke, *a* Antipoden, dieselben sind beim Schneiden vom oberen Teil losgelöst, *f* Polkerne, *p* Fußstück. — C *Castanea sativa* Mill., Längsschnitt aus dem mittleren Teil des Nucellus und dem unteren des Embryosacks, *a* Antipoden, *tr* Tracheiden. — D *Betula alba* L., Längsschnitt durch den Nucellus mit den Archesporenzellen. — E *Corylus avellana* L., Längsschnitt durch den oberen Teil des Nucellus mit Tapetum und 4 Embryosäcken, von denen 2 größer. (Nach M. Benson.)

Chrysanthemum leucanthemum, also bei Gattungen aus verschiedenen Unterklassen und Reihen der Dikotyledonen, woraus hervorgeht, daß, wie Ernst sehr richtig bemerkt, das primitive Merkmal eines mehrzelligen Archespors nicht mit dem Vorkommen anderer primitiver Merkmale am Sporophyten verknüpft ist.

Die vortrefflichen Untersuchungen Murbecks (Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*, in Lunds Universitets Årsskrift, Band 36, Afdeln. 2, Nr. 7 [1901]) verdienen auch an dieser Stelle besondere Beachtung. Einige Figuren des Autors mögen die Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen der alpinen Alchimillen illustrieren.

Meistens bilden 12–16 Zellen unter der Epidermis des jungen Nucellus als Initialen des Archespors eine kuppelförmige Schicht, von der man im Längsschnitt 4–5 Zellen wahrnimmt (Fig. 61 A). Eine der mittleren, in den allermeisten Fällen die der axilen Zellreihe, entwickelt sich stärker als die anderen und verhält sich anfangs wie eine Embryosackmutterzelle. Aber diese Zelle wird nach Murbeck niemals zum Embryosack, teilt sich nicht weiter und wird schließlich infolge der Vergrößerung und Weiterteilung der in den benachbarten Reihen befindlichen Embryosackmutterzellen in 3–4 Megasporen ver-

drängt und zerstört. Mitunter entwickeln sich auch mehrere Megasporen in sporogenen Reihen nebeneinander (Fig. 61 C), aber immer nur je eine. Meistens werden die unteren zu Embryosäcken (Fig. 61 F); es scheint aber immer nur ein Embryosack einer Tetrade zur Reife zu gelangen. Die peripherischen Zellen des Archesporis (Fig. 61 E, *ap*) werden meist zusammengedrückt.

Mehrzellige Archespore sind zwar, wie wir gesehen haben, in neuerer Zeit in nicht geringer Zahl bekannt geworden; aber die einzelligen sind doch bei weitem am häufigsten. Aus ihnen gehen die zum Embryosack werdenden Megasporen auch nicht immer in gleicher Weise hervor, da in den meisten Fällen die Embryosackmutterzelle zu einem Tetrasporangium wird, in andern zu einem Trisporangium oder Disporangium, bei welchen

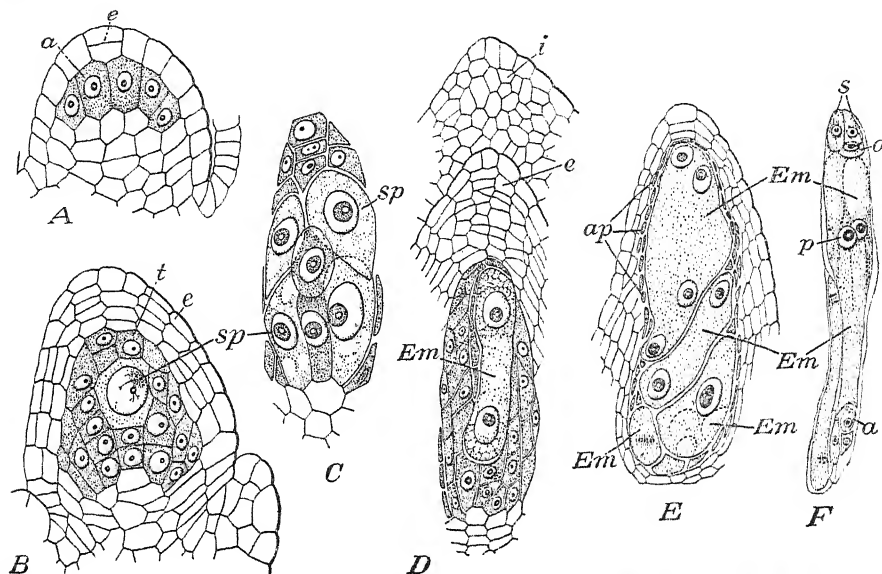


Fig. 61. Entwicklung von Archesporen und Embryosäcken bei *Alchimilla*. — A, B *A. alpina* L. Aa 5 Archesporzellen; e Epidermis und aus derselben hervorgegangene Wandschicht. B Weiter vorgeschrittenes Stadium mit mehrschichtiger Epidermiskappe und der großen Embryosackmutterzelle *sp*, welche nie zum Embryosack wird, sondern abstirbt, während ein solcher in der benachbarten Zellreihe durch Vergrößerung einer der bisher erzeugten Megasporen entsteht, *t* Schiebtzelle. — C *A. pubescens* Lam. Sporogenes Gewebe mit 6 reifen Megasporen (*sp*). — D, E *A. acutangula* Buser. D Medianschnitt durch den Nucellus; Integument *i*, Epidermiskappe (*e*) und im sporogenen Gewebe ein junger Embryosack *Em*. — E 4 junge Embryosäcke *Em* in verschiedenen Entwicklungsstadien. — F *A. alpina*, ein reifer (oben) und ein jüngerer (links unten) Embryosack. (Nach Murbeck.)

immer nur eine (gewöhnlich die unterste) Megaspore die anderen Sporenanlagen verdrängt und zum Embryosack wird. Auch kommt es vor, daß die Megasporenmutterzelle sich direkt zur Megaspore (Embryosack) entwickelt.

Wie bei der Bildung der Mikrosporen aus den Pollenmutterzellen eine Reduktionsteilung (die sich aus einer heterotypischen und homöotypischen Kernteilung zusammensetzt) erfolgt, so tritt eine solche auch bei der Bildung der Megasporen aus der Megasporenmutterzelle eines Megasporangiums auf. Bei vollkommener Tetradenteilung verlaufen die beiden zur Chromosomenreduktion notwendigen Teilungen vor Beginn der Embryosackentwicklung. Werden aber nur 2 Tochterzellen vor der Embryosackentwicklung gebildet, dann erfolgt der zweite Teilungsschritt der Reduktionsteilung in der keimenden Megaspore, d. h. im Embryosack und bei vollständig unterbleibender Tetradenteilung finden beide der zur Reduktion notwendigen Teilungen innerhalb des Embryosackes statt.

Über diese Vorgänge der Embryosackentwicklung aus dem Archespor oder der Embryosackmutterzelle und die dabei stattfindenden Reduktionsteilungen gibt folgendes von A. Ernst übernommene Schema (Fig. 62) übersichtliche Auskunft:

- I. Die *Em* (Embryosackmutterzelle) teilt sich in 4 Einzelzellen, wobei die Reduktion der Chromosomen stattgefunden hat; die unterste der Einzelzellen wird zum Embryosack (*E*).
- II. Die *Em* teilt sich in eine Tochterzelle und 2 Einzelzellen, von denen die untere zum *E* wird. Beide Teilungsschritte der Reduktionsteilung sind schon vorher erfolgt.
- III. Die *Em* teilt sich in 2 Tochterzellen, in denen die zweite Reduktionsteilung stattfindet. Die untere Tochterzelle mit 2 haploiden Kernen wird zum *E*.
- IV. Die *Em* teilt sich in 2 Tochterzellen, wobei der erste Teilungsschritt der Reduktionsteilung vor sich geht. Die untere Tochterzelle wird zum *E*, und in demselben findet auch noch der zweite Teilungsschritt der Reduktionsteilung statt (*Cypripedium spectabile* und *C. parviflorum*).
- V. Die *Em* wird direkt zum *E*, in dem beide Reduktionsteilungen vor sich gehen (*Lilium*, *Gunnera*, *Peperomia*, *Elatostema* und viele andere).

Wenn der Nucellus dick (einer crassinucellaten Samenanlage angehörig) ist, befindet sich der Embryosack meist in der Mitte desselben; wenn der Nucellus aber klein ist, wie bei vielen Sympetalen, verdrängt er die Zellen des Nucellus, welche verschleimen oder ganz aufgelöst werden, mit Ausnahme der untersten an die Antipoden angrenzenden (so bei tenuinucellaten Samenanlagen). Der Embryosack erfährt fast immer eine bedeutende Oberflächenvergrößerung; sie wird in manchen Fällen noch erhöht durch faltenförmige Vorsprünge des Nucellargewebes, welche während und nach der Entwicklung des Endosperms das Nährgewebe zerklüften, sogenannte »Rumination« erzeugen. So bei *Myristica* und *Areca catechu*. Es kann aber auch Rumination bewirkt werden durch das Vordringen der Integumente gegen den Embryosack, so bei Anonaceen. — Vgl. hierzu Voigt, Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Samen mit ruminierendem Endosperm, Ann. jard. bot. de Buitenzorg VII (1888). — Osenbrüg, Über die Entwicklung des Samens der *Areca catechu* und die Bedeutung der Rumination, Diss. Marburg 1894.

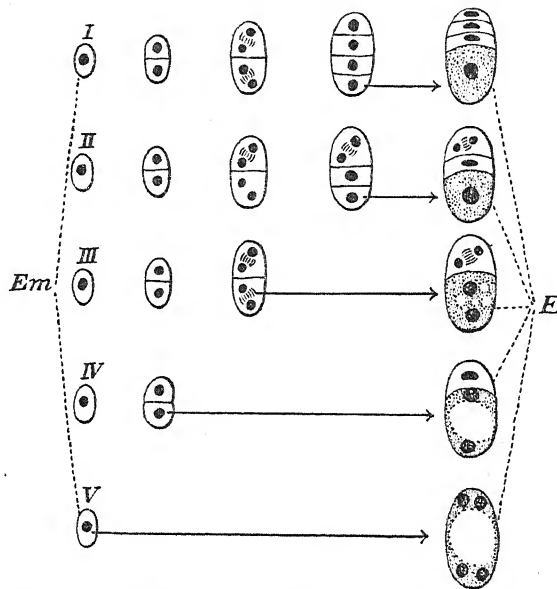


Fig. 62. Schema für die Embryosackentwicklung aus dem einzelligen Archespor oder einer Embryosackmutterzelle sowie für die dabei stattfindenden Reduktionsteilungen. (Nach A. Ernst.)

Keimung der Megaspore (Makrospore) oder die Entstehung des Befruchtungsapparats im Innern derselben.

Die weiteren Vorgänge in der Megaspore (im Embryosack), welche hauptsächlich durch Strasburgers (Über Befruchtung und Zellteilung, Jena 1878) hervorragende Untersuchungen klar gelegt und nach ihm durch die Beobachtungen sehr zahlreicher Autoren auch in ihren verschiedenen Modifikationen festgestellt wurden, versteht man leicht aus Fig. 63.

In dem mehr vergrößerten Embryosack beginnt die Bildung eines rudimentären Prothalliums durch Teilung des primären Zellkernes in 2 sekundäre (Fig. 63 V). Darauf erfolgt die Bildung von 4 tertiären Zellkernen (VI). In sehr wenigen Fällen (*Cypripedium parviflorum*) liefern 3 dieser 4 Kerne das Material für den Befruchtungsapparat; in den allermeisten Fällen kommt es zur Bildung des Stadiums VII, in welchem 8 quaternäre Zellkerne

oder 2 Zellkerntraden an beiden Polen des Embryosackes anzutreffen sind. Von diesen wandert je ein Zellkern gegen die Höhlung des Embryosackes. Aus den 3 unteren Zellkernen gehen die 3 Gegenfüßlerzellen *g*, die sogen. Antipoden hervor, welche

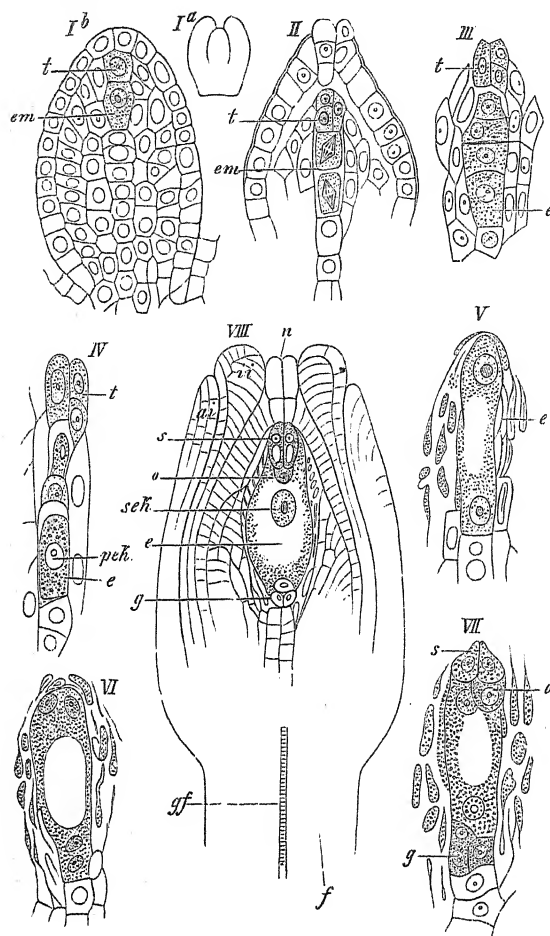


Fig. 63. Entwicklung des Embryosackes aus der Megasporenmutterzelle (Embryosackmutterzelle) bei *Polygonum divaricatum* L. — *I^a* Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten mit grundständiger, geradläufiger Samenanlage. — *I^b* Längsschnitt durch eine Samenanlage vor Anlage der Integumente; *em* die Megasporenmutterzelle, *t* eine Schichtzelle. — *II* Älteres Stadium, in welchem jede der beiden Zellen *em* und *t* sich wiederum teilt. — *III* Von den Tochterzellen der Embryosackmutterzelle (welche 4 Keimzellen darstellen) wird die eine, hier die unterste, *e* größer als die anderen und bildet sich zum Embryosack aus. — *IV* Die Vergrößerung des Embryosackes (vergleichbar der Makrospore heterosporer Pteridophyten) schreitet weiter vor; *pek* der primäre Zellkern desselben. Über die weiteren Stadien *V* bis *VIII* vergleiche den Text. (Nach Strasburger.)

Bei den Podostemonaceen (*Podostemon*, *Dicraea*, *Lawia*) verkleinert sich im Embryosack der oberste der beiden ersten Protoplasten und rückt bis dicht an das Mikropylende, wo er eine in vertikaler Richtung stark zusammengedrückte Kappe bildet. Dann teilt sich die untere Zelle in 4 Tochterzellen, die sich bei *Lawia* am Mikropylende in der Weise gruppieren, daß neben der Eizelle 2 Synergiden zu stehen kommen und diesen 3 Zellen

als vegetative Zellen des ♀ Prothalliums anzusehen sind und später zugrunde gehen, bisweilen aber auch sich teilen und so ein mehrzelliges Gewebe liefern. Die 3 oberen Zellkerne bilden den Eiapparat; nur die jetzt noch membranlose Zelle *o* ist die zu befruchtende Eizelle, homolog der Eizelle der Archegonien bei den asiphonogamen Embryophyten oder Gefäßkryptogamen und bei den Gymnospermen; die beiden anderen mit Membran versehenen Zellen *s* dagegen sind die Gehilfinnen oder Synergiden, welche bei der Befruchtung eine vermittelnde Rolle spielen. Die Samenanlage ist jetzt befruchtungsfähig (*n* Nucleus, *f* Nabelstrang oder Funiculus, *gf* in denselben eintretendes Gefäßbündel); die beiden Zellkerne, welche von den in *VII* vorhandenen Tetraden nach der Mitte zu gewandert sind, haben sich zu einem Kern *sek* vereinigt. (Nach Strasburger.)

Von dem geschilderten sehr verbreiteten Typus der Entwicklung des Befruchtungsapparates gibt es mehrere Abweichungen. Zunächst erfolgt der Vorgang der Zellbildung im achtkernigen Embryosack nicht überall gleichmäßig, es unterbleibt bald die Ausbildung der Synergiden, bald einzelner oder aller Antipodenzellen, es kann sogar bisweilen die Bildung von Zellmembranen um die Kerne ganz wegfallen, so bei *Tulipa* (Guignard, Ann. sc. nat. Bot. 7. Ser. XI [1900] 365), oder sie tritt erst bei der Befruchtung ein, wie bei *Juglans nigra* (Karsten in Flora XC [1902] 322).

ein Polkern anliegt, während bei *Podostemon* der Polkern an das chalazale Ende zu liegen kommt, bei *Dicraea* aber unter einer Synergide der Eikern und unter diesem am chalazalen Ende zwei Polkerne angetroffen werden.

Etwas weiter geht die Kernteilung im Embryosack von *Garcinia Kydia*, *G. Treubii* (nach Treub in Annales Jard. bot. de Buitenzorg XXIV [1911] 1—16) und *Moringa oleifera* (nach Rutgers, Embryosac and embryo of *Moringa oleifera* Lam., The female gametophyte of Angiosperms, Dissert. d. Univ. Utrecht 1923). Nachdem das 4kernige Stadium des Embryosacks in normaler Weise erreicht ist, teilt sich nur einer der mikropylaren Kerne, so daß nur 5 Kerne vorhanden sind, von denen 3 den Eiapparat mit 2 Synergiden bilden, die beiden anderen ursprünglich chalazalen Kerne in der Nähe des Eis gelegen die Stelle des Embryosackkernes einnehmen und sich bei der Befruchtung mit dem zweiten Spermakern vereinigen.

In anderer Weise erfolgt eine Einschränkung der Kernteilungen im Embryosack von *Cypripedium spectabile* Salisb. und *C. parviflorum* Salisb., die L. Pace (Fertilization in *Cypripedium*, Botan. Gazette XLIV [1907] 356) beobachtete. Aus dem Archespor gehen zwei anfangs gleiche Tochterzellen hervor, von denen die obere allmählich durch die sich stark vergrößernde und zum Embryosack werdende zum Schwinden gebracht wird. Aus dem Kern der unteren gehen nur 4 Kerne hervor, von denen die 3 oberen (mikropylaren) den Eiapparat bilden, der untere im Zentrum oder am chalazalen (antipodalen) Ende verbleibt, wo er später sich mit dem einen Spermakern vereinigt und den Embryosackkern bildet.

Im Gegensatz zu den eben besprochenen Fällen erfolgt bei einzelnen Gattungen nach der Entstehung von 8 Kernen durch nochmalige Teilung derselben das Auftreten von 16 Kernen. Bei *Gunnera macrophylla* Bl. entsteht nach Schnegg und anderen das Archespor in der zweiten subepidermalen Zellschicht des Nucellus und wächst direkt zum Embryosack aus. Nachdem 8 Kerne entstanden, liegen je 2 Kerne in größeren Plasmaansammlungen an den Schmalseiten, die 4 anderen in dem seitlichen Wandbelag der großen, stark in die Breite gewachsenen Zelle. Darauf wandern die 4 mittleren Kerne gegen die basale Cytoplasmaansammlung hinunter, so daß also am chalazalen oder Antipoden-Ende 6 Kerne liegen. Durch den ersten Kernteilungsschritt kommen am Mikropylende 4, am chalazalen Ende 12 Zellkerne zu liegen. Dieser Vorgang wird von Ernst (Berichte der Deutsch. bot. Ges. XXVIa [1908] 424) so aufgefaßt, daß es sich hier um eine unmittelbare Fortsetzung der Prothalliumbildung handelt (siehe aber weiter unten die Auffassung von Rutgers). Am Mikropylende entstehen nun die Eizelle und 2 Synergiden, am basalen Ende 6 Antipoden. Die 6 übrigen Kerne vereinigen sich zu einem großen Kern, dem unteren Polkern, der zusammen mit dem oberen Polkern den sekundären Embryosackkern bildet. — Anders verhält sich der 16kernige Embryosack der *Penaeaceae* nach E. L. Stephens (A preliminary note on the Embryosac of certain Penaeaceae, in Ann. of Bot. XXII Nr. 36 [1908] 329). Nachdem die 4 erstgebildeten Kerne sich \pm kreuzweise an die Wand gedrängt gelagert haben, ergeben 2 weitere Teilungen jedes Kernes 4 Gruppen von 4 Kernen, von denen je 3 sich nach der Art eines Eiapparates gruppieren, während die 4 Polkerne zu einem sekundären Embryosackkern verschmelzen. — Sehr auffallend ist der Vorgang bei *Peperomia pellucida*, bei welcher nach Campbell (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XVII [1899] 452—456, Ann. of Botany XIII [1899] 626, XV [1901] 101—118) und Johnson (Botan. Gazette XXX [1900] 1—11; XXXIV [1902] 321—340) von den gleichmäßig im Plasma des unmittelbar aus der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Embryosackes verteilten 16 Kernen 2 den Eiapparat (mit 1 Synergide) bilden, 8 Kerne nach der Befruchtung sich zusammenballen, 6 durch Membranen vom übrigen Embryosack abgetrennt und zuletzt bei der Bildung des Endosperms resorbiert werden. Bei *Peperomia hispidula* liegen nach den ersten Kernteilungen 2 am Mikropylende, 6 am Chalazaende, nach weiterer Teilung vor der Mikropyle 4, am Chalazaende 12. Am Mikropylende dienen von den 4 Kernen 2 zur Herstellung der Eizelle und einer Synergide, während die übrigen 2 im Zentrum des Embryosackes sich mit den 12 Kernen der Antipodenseite vereinigen.

Folgendes von A. Ernst in seiner Schrift »Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen« (Verh. d. schweiz. naturforsch. Ges. 91. Jahresversaml. 1908) veröffentlichte Schema der Kern- und Zellbildungen im 16kernigen Typus gibt eine gute Übersicht über die oben geschilderten Vorgänge.

Die besprochenen atypischen Fälle der Entwicklung des Befruchtungsapparates hat F. L. Rutgers in der an seine Abhandlung über den Embryosack von *Moringa oleifera* anschließenden Abhandlung *The female gametophyte of Angiosperms* (Leiden 1923) mit dem typischen Verhalten in folgender Weise in Einklang gebracht. Es wird gezeigt, daß bei *Peperomia* regelmäßig 4 Megasporen entwickelt werden und daß in der Zahl der von jeder Megaspore erzeugten Kerne eine regelmäßige Reduktion eintritt. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint das bei *Euphorbiaceae* beobachtete Auftreten von 16-, 8-, 7-, 5-, 4kernigen Embryosäcken jeder Verbindung zu entbehren, doch sind sie eng verwandt, nur die chalazale Kerngruppe ist einem Reduktionsprozeß ausgesetzt, der bis zur völligen Unterdrückung gehen kann; bei den 16kernigen Säcken ist dieser Prozeß mit Entwicklung aller 4 Megasporen vereint. 4 Megasporen finden sich auch bei der Halorrhagidacee *Gunnera*. Ebenso ist es bei den *Penaceae*. Auch bei den *Oenotheraceae* tritt dieselbe Reduktion ein; aber außerdem besitzen sie nur eine Megaspore. Ebenso kommt nur eine Megaspore vor bei den *Podostemonaceae*, den *Plumbaginaceae*, der Liliacee *Clintonia* und bei *Cypripedium*. Bei den Monokotylen herrscht eine große Mannigfaltigkeit von Reduktionsprozessen, in der Zahl der Megasporen, der mikropylaren und der chalazalen Kerne; bei den Orchidaceen machen sich diese verschiedenen Entwicklungsrichtungen in derselben Familie geltend, indem bei der einen Art die mikropylare Gruppe normal ist, die chalazale reduziert wird, während bei anderen am Mikropylarende niemals das 4kernige Stadium erreicht wird. Der 8kernige Embryosack (eine Megaspore mit vollständiger Kernentwicklung) wird von Rutgers als der ursprünglichste Typus angesehen; aber er gibt zu, daß seine Studien nicht mehr Licht auf den Ursprung des Angiospermen-Embryosacks geworfen haben. Alle Theorien, welche den 16kernigen Embryosack oder den

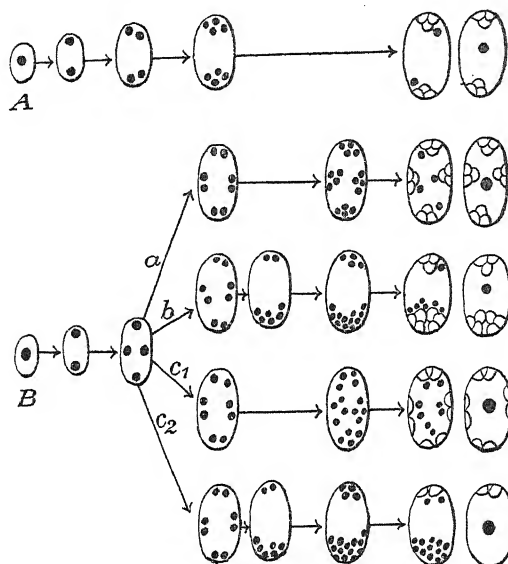


Fig. 64. A Schema der Entwicklung des Embryosackes bei den meisten Angiospermen. — B Schemata für abweichende Embryosackentwicklung. a Verlauf der Embryosackentwicklung bei den *Penaceae* *Brachysiphon*, *Sarcocolla*, *Penaea*; b derselbe bei *Gunnera macrophylla* Bl.; c₁ derselbe bei *Peperomia pellucida*; c₂ derselbe bei *Peperomia hispida*. Durch die kleinen schwarzen Punkte sind die Zellkerne angedeutet, durch die Kreise oder Halbkreise die mit Membran versehenen Zellen; die großen schwarzen Punkte sind die durch Vereinigung von 4 bis mehr Kernen entstandenen Kernverschmelzungen, welche den sekundären Embryosackkern darstellen. (Nach Ernst.)

Embryosack mit einer größeren Zahl von Antipoden als primitiv ansehen, verwirft er. Vermehrung der Antipodenzellen ist eben eine sekundäre Erscheinung. Die Zahl der Megasporen und das Verhalten der aus ihnen hervorgehenden Kerngruppen ist charakteristisch für einzelne Familien und Gattungen, kann also als Merkmal derselben gelten. Aber ich glaube nun aus diesen Tatsachen auch folgendes schließen zu können: Gleiches atypisches Verhalten des ♀ Gametophyten bei zwei oder mehr Familien ist keineswegs ein Grund dafür, engere natürliche Verwandtschaft derselben anzunehmen, ebensowenig wie bei Unicarpellarität oder pentamerer Sympetalie oder didynamischem Andrözeum zweier Sippen (Engler, Mai 1923).

IX. Blütenstände und Anschluß der Blüte an die Vorblätter.

Die Vereinigung von Blüten in Blütenständen ist bei den Angiospermen sehr verbreitet. Es ist selten der Fall, daß die Achse des Keimpflänzchens mit einer Blüte abschließt; die Pflanze heißt dann einachsig; gewöhnlich werden erst die Sprosse

zweiten, dritten Grades usw. zu Blütenachsen; man nennt dann die Pflanze zwei-, drei-, mehrachsig. Die Blüten, welche am Ende einer beblätterten Achse stehen, heißen endständig oder terminal, diejenigen, welche in der Achsel eines Blattes stehen, axillär. Sehr häufig finden wir das blütentragende Verzweigungssystem von dem vegetativen Teil der Pflanze scharf abgegrenzt und bezeichnen dasselbe als Blütenstand oder Infloreszenz. Die Blütenstände sind bei den Angiospermen unendlich viel mannigfacher als bei den Gymnospermen. Bisweilen besteht die Infloreszenz wie bei den Kolben der Araceen und den Trauben der Cruciferen nur aus Blüten; in den meisten Fällen finden wir jedoch am Grunde der Blütenstiele die Tragblätter oder Deckb. (Bractea) und sehr häufig zwischen diesen und der Blüte Vorb. (Prophylla). Wir bezeichnen den Teil der Achse, an welchem die Blütenzweige stehen, als Rhachis, die mit Blüten besetzten Nebenachsen als Blütenzweige (Pedunculi). Das Blatt der Hauptachse, aus dessen Achsel ein Blütenzweig oder eine Blüte hervorgeht, wird Tragb. (Bractea) genannt; die Blätter, mit denen die Blütenzweige oder die Blütenstiele (Pedicelli) beginnen und auf welche entweder die Blüten unmittelbar oder nach Vorangehen einiger Hochb. folgen, heißen Vorb. (Prophylla, Bracteola). Meist findet sich bei den Monokotyledoneen nur ein, infolge von Druck gegen die relative Hauptachse oft zweikieliges Vorb.; bei den Dikotyledoneen dagegen gehen deren meist 2, um 180° voneinander divergierend oder nach hinten oder nach vorn gegen die Medianebene konvergierend, der Blüte voran. Es kommt bisweilen, z. B. bei Dipsacaceen, vor, daß diese 2 Vorb. miteinander zu einem kelchartigen Gebilde verwachsen.

Man unterscheidet einfache und zusammengesetzte Blütenstände. Die ersteren lassen sich auf 2 Typen zurückführen, den traubigen (botrytischen oder racemösen) und den trugdoldigen (cymösen) Typus.

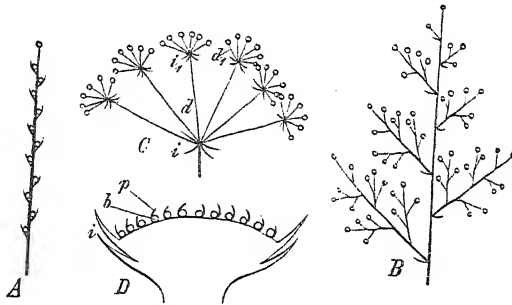


Fig. 65. Schematische Darstellung racemöser Blütenstände, A Ähre; B zusammengesetzte Traube (Rispe); C zusammengesetzte Dold; d Strahlen der Dold, i Involucrum, d₁ Strahlen der Döldchen, i₁ Involucellum; D Köpfe. i Involucrum. b Blüten. p Deckblätter. (Nach Prantl.)

I. Traubiger (racemöser) Typus. Charakterisiert dadurch, daß die Zahl der von einer relativen Hauptachse gebildeten Nebenachsen unbestimmt ist.

1. Traube (Racemus, Botrys), mit gestreckter Hauptachse und gestielten Blüten.
2. Dold (Umbella), mit verkürzter Hauptachse und gestielten Blüten. Die zusammengedrängten Tragblätter der Blüten bilden ein sogenanntes Involucrum; auch können sie untereinander vereinigt sein.
3. Ähre (Spica), mit gestreckter Hauptachse und sitzenden Blüten. Hierher gehört auch der Kolben (Spadix), ausgezeichnet durch verdickte Hauptachse, einzelne der früher als Kätzchen (Amentum) bezeichneten Blütenstände, wie die der Weiden, aber nicht die der Birken und Erlen.
4. Köpfe (Capitulum), mit verkürzter Hauptachse und sitzenden Blüten. Auch hierbei bilden die Tragb. ein Involucrum. Hierher gehört auch der Blütenkorb (Calathidium), den man sich leicht als einen deprimierten Kolben mit scheibenförmiger Achse vorstellen kann. An der Bildung des Involucrums können hierbei auch die den Tragblättern vorangehenden Hochblätter teilnehmen.

Alle diese Blütenstände können ineinander übergehen.

II. Trugdoldiger (cymöser) Typus. Charakterisiert dadurch, daß die Zahl der von einer relativen Hauptachse gebildeten Nebenachsen bestimmt ist.

1. Pleiochasium, mit mehr als zwei weiter verzweigten Nebenachsen. Selten vorkommend, z. B. bei *Euphorbia*, *Sedum*.

2. *Dichasium* (Trugdöldchen im engeren Sinne), mit je 2 gegenständigen oder etwas voneinander entfernten Vorblätter an der relativen Hauptachse, welche durch eine ausgebildete oder verkümmernde Blüte abgeschlossen ist. Bei vollständiger Unterdrückung der Terminalblüten erscheint der Blütenstand gegabelt.

Die Auszeichnungen der Dichasien gehen häufig in *Monochasien* über:

- Schraubel* (*Bostryx*), mit Seitenachsen, welche immer auf dieselbe Seite derselben fallen (z. B. *Hypericum*). Liegen sämtliche Auszeichnungen in einer Ebene, so bezeichnet man den Blütenstand als eine *Sichel* (*Drepanium*, bei *Juncaceen*) (Fig. 66 C, D).
- Wickel* (*Cincinnus*), mit Seitenachsen, deren Orientierung von Zweig zu Zweig wechselt (z. B. bei *Borraginaceen*). Liegen sämtliche Auszeichnungen in einer Ebene, so nennt man den Blütenstand eine *Fächer* (*Rhipidium*, z. B. bei *Iridaceen*) (Fig. 66 A, B).

Wie bei den racemösen Blütenständen können auch hier Verkürzungen vorkommen; es entstehen dann *Büschel* (*Fasciculi*), welche den Dolden ähnlich sehen, *Knäuel*,

welche den Köpfchen ähnlich sehen, *Scheinhalb-*

quirl, welche ebenfalls an Köpfchen erinnern; letztere entstehen immer aus verkürzten Dichasien (so namentlich bei vielen *Labiaten*). Nicht immer sind diese verkürzten Blütenstände ohne weiteres als cymöse zu erkennen; gewöhnlich gibt der Vergleich mit verwandten Formen darüber Aufschluß. Auch die scheibenförmigen Blütenstände von *Dorstenia* (*Receptacula* genannt)

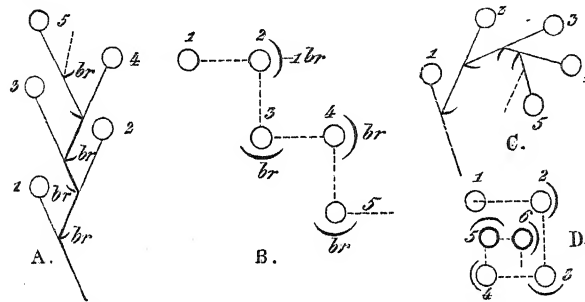


Fig. 66. Wickel (A und B) und Schraubel (C und D) im Aufriß und Grundriß; 1, 2, 3 ... die aufeinanderfolgenden Blüten verschiedener Ordnung, br Tragblätter der Blüten. (Nach Goebel)

und die becherförmigen Blütenstände der Feigen gehören hierher.

Die zusammengesetzten Blütenstände sind der mannigfachsten Art; es können traubige Blütenstände wieder aus traubigen, aber auch aus trugdoldigen, die trugdoldigen Blütenstände wieder aus trugdoldigen, aber auch aus traubigen zusammengesetzt sein. Wir weisen hier nur auf einige der häufiger vorkommenden Modifikationen hin.

- Der traubige Typus in beiden Graden, z. B. zusammengesetzte Traube, zusammengesetzte Ähre, zusammengesetztes Köpfchen, zusammengesetzte Dolde, wobei also beide Grade vollkommen gleichartig, oder: Ährentraube, Köpfchendolde, wobei das erste Wort das zusammensetzende Element bezeichnet.
- Der traubige Typus im ersten, der trugdoldige im zweiten Grade. Von diesen ist nicht selten die *Dichasium*-ähre eine aus 2–3blütigen Trugdöldchen zusammengesetzte Ähre, welche namentlich bei den *Betulaceen* vorkommt.
- Der trugdoldige Typus im ersten, der traubige im zweiten Grade, z. B. Köpfchenwickel, Doldenschraubel usw.
- Der trugdoldige Typus in beiden Graden, z. B. Wickelschraubel, Schraubelwickel usw.

Man hat dann noch einige ältere, weniger präzise Bezeichnungen im Gebrauch, welche mehr die Form des Blütenstandes im Großen und Ganzen bezeichnen. So bezeichnet *Rispe* (*Panicula*) einen zusammengesetzten (racemösen) Blütenstand von pyramidalen Form (Fig. 65 B), *Schirmrispe*, *Ebenstrauß* (*Corymbus*) einen solchen von mehr abgeflachter Form, so bei *Sambucus*, *Spirre* (*Anthela*) einen solchen, dessen untere Zweige die oberen überragen (bei *Juncaceen*).

Alle Blütenstände können noch dadurch modifiziert werden, daß sämtliche Hochblattgebilde und sämtliche Blüten sich nach oben wenden, während die untere Hälfte des

Blütenstandes vollkommen nackt erscheint. Solche Blütenstände sind dorsiventral geworden. Auch können oft sehr eigentümliche Blütenstände durch Vereinigung des ganzen Achsensystems und Verbreiterung desselben entstehen, wie dies z. B. bei einigen *Vitaceen* vorkommt. Ferner können einzelne Teile der Blütenstände auch ganz ihre ursprüngliche Funktion verlieren und zu Ranken werden, wie dies ebenfalls bei *Vitaceen* der Fall ist. Endlich können auch Blütenstände in mannigfacher Weise mit ihren Tragb. Vereinigungen eingehen. Alle diese abweichenden Bildungen werden aber besser bei den einzelnen Familien behandelt. Ebenso wird es zweckmäßiger sein, dort auf die nicht selten vorkommenden Blütenstände diklinischer Pflanzen einzugehen, in denen die eingeschlechtlichen Blüten in einer echten Blüten nachahmenden Weise gruppiert sind, wie z. B. *Euphorbia*, *Pedilanthus*, *Dalechampia* bei Euphorbiaceen, *Pistia* bei Araceen, *Lemna* u. a.

Dies ist die übliche, stark eingebürgerte Einteilung der Blütenstände. Doch sind in neuerer Zeit Anregungen zu weiteren genetischen Betrachtungen (Ableitungsversuchen) gegeben worden.

Von der Literatur über die Blütenstände sollen hier nur die nach dem Erscheinen von Eichlers Blütendiagrammen I. (1875) veröffentlichten wichtigeren Arbeiten angeführt werden. Über die ältere Literatur vgl. man bei Eichler die Angaben auf S. 33 und 35. — Neuere Literatur: L. J. Čelakovský, Gedanken über eine zeitgemäße Reform der Blütenstände, in Englers Bot. Jahrb. XVI (1893) 33 ff. — K. Schumann, Beitr. zur Kenntnis der Monochasien, Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Berlin XXX (1889); Untersuchungen über das Borragoid, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. VII (1889). — K. Goebel, Beitr. z. Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen, in Pringsheims Jahrb. XIV (1884). — R. Wagner, Über den Bau und die Aufblühfolge der Rispen von *Phloa paniculata* L., in Sitzber. Kais. Akad. d. Wiss. Math. naturwiss. Kl. Wien CX (1901) 507—591; Über *Roylea elegans* Wall., in Oest. Bot. Zeit. LII (1902) 137 ff.; Blütenstand, in C. K. Schneiders Illust. Handwörterbuch der Botanik, 2. Aufl. (1917) 130, und Inflorescenzformeln, ebenda 337—339. — J. Parkin, The evolution of the inflorescence, in Journ. Linn. Soc. XII (1914) 511—563, t. 18. — R. Pilger, Bemerkungen zur phylogenetischen Entwicklung der Blütenstände, in Bericht d. Freien Vereinigung f. Pflanzengeogr. und system. Botanik f. das Jahr 1919 (Berlin 1921) 69—77; Über Verzweigung und Blütenstands-bildung bei den Holzgewächsen, in Bibliotheca botanica, Heft 90. (Stuttgart 1922) II, S. 5, 6; IV, S. 10—17, VI S. 21.

Aus den beiden Abhandlungen Pilgers mag Folgendes hier mitgeteilt werden; für weitere Ausführungen ist der zur Verfügung stehende Raum nicht ausreichend.

Der von Eichler (Blütendiagramme I [1875] 34) eingeführte Begriff des Pleiochasiums ist allmählich durch andere Autoren erweitert worden. So bezeichnet Radlkofer (Sitz.-Ber. Math. Phys. Kl. bayr. Ak. Wissensch. XX [1890] 105—370) jede Rispe mit Endblüte als Pleiochasium und den Teil der Hauptachse unter der Endblüte, welcher Seitenstrahlen hervorbringt, als mehrgliedriges Protagma. (Bei Monochasien ist das Protagma eingliedrig, bei Dichasien zweigliedrig, bei Pleiochasien mehrgliedrig.) R. Wagner (siehe Literatur) nennt auch alle Blütenstände mit einer Endblüte cymöse; es können unterschieden werden Primanpleiochasien mit Partialinflorescenzen erster Ordnung, die auf ihre Terminalblüte beschränkt sind, Sekundanpleiochasien, bei denen diese einmal weiter verzweigt sind, Tertianpleiochasien usw. Die Aufblühfolge der Pleiochasien ist ursprünglich zentrifugal, sie kann aber akropetal werden, so daß vom Pleiochasium aus ein Übergang zum racemösen Typus möglich ist. Nach R. Wagner ist die Rispe nur eine zusammengesetzte Traube (Dibotryum), bei der an der Spindel wiederum Trauben stehen. Ebenso gehören hierher die zusammengesetzten Formen von Ähre, Dolde und Köpfchen, wenn die Partialinflorescenzen mit einer Endblüte abschließen. Auch J. Parkin (s. Literatur) geht aus von einer Form wie *Calycanthus* mit Einzelblüte am Ende des Sprosses, geht dann aber über zu einer dreiblütigen Cyma und weiter zu einem reich entwickelten Pleiochasium. R. Pilger betont hingegen, daß man von der vegetativen Verzweigung und den rispigen Blütenständen der Holzgewächse ausgehen müsse, daß von ihnen alle Blütenstände abgeleitet werden können. »Die Aufblühfolge ist in mannigfachster Weise variiert; bei typischen Rispen wie denen von *Syringa vulgaris* oder *Rhus typhina* ist keine zentrifugale Aufblühfolge mehr zu erkennen. Wesentlich charakteristisch ist die Abnahme der Verzweigung von unten nach oben. Es tut der Selbständigkeit der Rispenform als Blütenstandstypus keinen Abbruch, daß oft ihre Zusammensetzung keine gleichmäßige ist, daß also ihre Äste etwa in Dichasien oder Monochasien übergehen können. Die Endblüte kann, wenn die Aufblühfolge nicht von oben nach unten geht,

abortieren.« Sie ist nicht von einschneidender Bedeutung für den Blütenstand. Die primitive Form des Blütenstandes der Angiospermen ist die »beblätterte« Rispe; erst die Trennung von Laub- und Blütenzweigen resp. von solchen Jahresabschnitten führt zu einer schärferen Begrenzung der Blütenstände.

Der Anschluß der Blüte an die Vorblätter ist wohl zu beachten. Er ist besonders eingehend in Eichlers klassischem Werk *Blütendiagramme* (1875) behandelt. Hier kann auch nur das Wichtigste hervorgehoben werden.

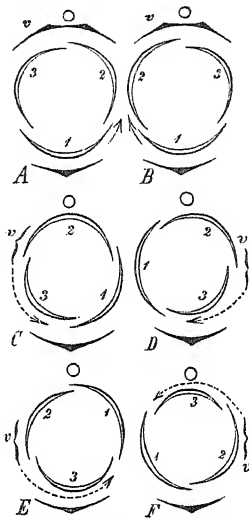


Fig. 67. Anschlußformen 3zähliger spiralg gebildeter Kelche oder Perigone an ein einzelnes Vorblatt. A, B bei adossiertem, C–F bei seitlichem Vorb.; E vornumläufiger (emprosthodromer) Anschluß, F hintumläufiger (opisthodromer). (Nach Eichler.)

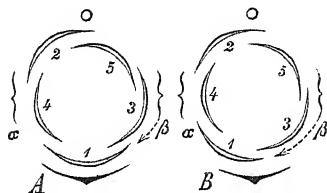


Fig. 71. A Anschluß des Kelches an 2seitliche Vorb. bei den Leguminosen; B Anschluß bei der Ericaceae *Lyonia calyculata*, in der Mitte stehend zwischen den Stellungen Fig. 69 A und Fig. 70 A. (Nach Eichler.)

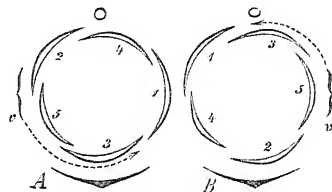


Fig. 68. Anschluß 5zähliger Kelche an ein typisch einzelnes Vorblatt. A vornumläufig, B hintumläufig. (Nach Eichler.)

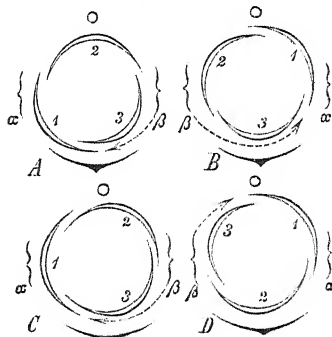


Fig. 69. Anschluß 3zähliger, spiralg gebildeter Kelche an zwei seitliche Vorb. A *Cinnamomum*, *Amarantus*, *Menispermum*, B *Galanthus* und andere *Amaryllidaceae*, C *Flodea canadensis*, D scheint nicht vorzukommen. (Nach Eichler.)

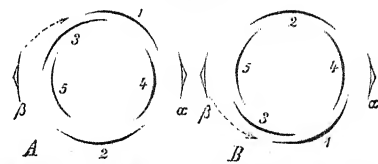


Fig. 70. Gewöhnlicher Anschluß 5zähliger Kelche an zwei seitliche Vorb. A hintumläufig, B vornumläufig. (Nach Eichler.)

a) Anschluß bei einem einzigen Vorblatt. Ist das Vorb. nach hinten gerichtet (adossiert), so steht das erste Kelchb. oder Perigonb. einer dreizähligen Blüte median nach vorn (Fig. 66 A, B). Steht das Vorb. seitlich, so fällt das erste Kelchb. oder Perigonb. auch seitlich gegenüber, wie in Fig. 66 C–F. Ist bei Dikotylen mit 5zähligen Blüten das einzige Vorb. seitlich (z. B. bei *Ranunculus auricomus*), dann divergiert das erste Kelchb. von ihm entweder um $\frac{2}{5}$ oder um $\frac{1}{2}$, auch gibt es Zwischenstellungen. Zweizählige Quirle stellen bei einem adossierten Vorb. ihre ersten Kelchb. lateral, dreizählige Quirle entwickeln das unpaare Kelchb. meist gegenüber dem adossierten Vorb., seltener über diesem (Fig. 67).

b) Anschluß bei zwei Vorblättern. Kelche nach $\frac{1}{3}$ -Spirale stellen sich so ein, wie bei Anwesenheit nur eines seitlichen Vorb., der unpaare Teil fällt in der Regel in die Mediane, entweder nach vorn oder nach hinten (Fig. 68). Kelche nach $\frac{2}{5}$ -Spirale zeigen am häufigsten eines der Kelchb. median und das erste Kelchb. dem Vorb. β schräg gegenüber (Fig. 69 B). Seltener, z. B. bei *Campanulaceae-Lobelioideae* und *Ericaceae-Rhododen-*

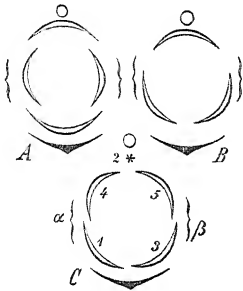


Fig. 72. A Anschluß 2zähliger Quirle, wie bei den Cruciferen und Onagraceen; B Anschluß 3zähliger Quirle; C 4zähliger Kelch, entstanden aus einem 5zähligen durch Unterdrückung des zweiten Gliedes bei *Veronica*. (Nach Eichler.)

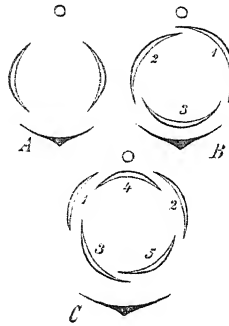


Fig. 73. Einsatz der Blüte bei typischem Fehlen der Vorblätter. A für 2zählige, B für 3zählige, C für 5zählige Kelche. (Nach Eichler.)

droideae, tritt der durch Fig. 69 A dargestellte Fall ein, wonach das erste Kelchb. schräg nach hinten fällt. Quirlige Kelche verhalten sich bei Vorhandensein zweier Vorb. wie Fig. 70 angibt.

c) Einsatz der Blüte beim Fehlen von Vorblättern. Bei typischem Fehlen der Vorb. ist die Regel, daß die beiden ersten Kelchb. oder Perigonb. sich so stellen, wie es zwei Vorb. zu tun pflegen.

X. Bestäubung.

Gelegentlich der Beschreibung der Fortpflanzungsorgane mußte mehrfach darauf hingewiesen werden, daß bei den Angiospermen die Bestäubung, d. h. die Übertragung des Pollens auf die Narben, in verschiedener Weise erfolgt, und daß der spezielle Bau der Blüten erst verständlich wird, wenn man die Art und Weise, in welcher die Bestäubung vollzogen wird, in Betracht zieht. Nur darf man andererseits nie vergessen, daß die Entwicklung der Organe bei jeder Pflanzengruppe in erster Linie abhängig ist von der Entwicklung, welche diese Organe bei den nächsten Vorfahren genommen hatten, und daß hierdurch die Anpassungserscheinungen bis zu einem gewissen Grade begrenzt sind. Sodann ist auch nicht zu vergessen, daß die einzelnen Organe neben ihrer Hauptfunktion allerlei Nebenfunktionen übernehmen können. Man wird daher in der Organisation der Angiospermenblüten nicht bloß zweckmäßige Einrichtungen mit Rücksicht auf die Art der Bestäubung, sondern andererseits auch solche mit Rücksicht auf den den Fortpflanzungsorganen zu gewährenden Schutz finden. Es haben die Biologen bald mehr den einen, bald mehr den anderen Vorteil im Auge gehabt und den Bau der Blüten häufig sehr einseitig aufgefaßt. Diese Gefahr liegt namentlich nahe, wenn einzelne Pflanzen aus verschiedenen Familien herausgerissen und von einem Gesichtspunkt aus betrachtet werden. Vergleichende Studien innerhalb einer ganzen Familie geben auch hier mehr Aufklärung über den Zusammenhang der Erscheinungen und den Entwicklungsgang in der Blütengestaltung.

In der Geschichte der gegenwärtig so wichtig gewordenen Bestäubungstheorien lassen sich nach J. Behrens (Beiträge zur Geschichte der Bestäubungstheorie, Gewerbeschulprogramm, Elberfeld 1877/78) 3 Perioden unterscheiden.

I. Die Ausbildung der Sexualtheorie. Rudolf Jacob Camerarius und seine Nachfolger 1694—1793.

1694. R. J. Camerarius: De sexu plantarum epistola.

In dieser Schrift wurde zum ersten Male auf Grund von Experimenten nachgewiesen, daß zur Erzeugung reifer Samen die Einwirkung des Pollens auf den Stempel notwendig ist.

Von den Nachfolgern sind zu nennen:

Caesalpin, Malpighi, Nehemias Grew, Tournefort, Vaillant, Pontedera, Linné und vor allen Koelreuter.

1761—1766. J. Koelreuter: Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. — Zwar war auch ihm wie seinen Vorgängern der eigentliche Befruchtungsprozeß unbekannt, da er annahm, daß auf der Narbe männliche (♂) und weibliche (♀) Feuchtigkeit sich untereinander mischen und dann in den Fruchtknoten hinabwandern, um daselbst in den Samen die Embryonen zu erzeugen; aber er hatte das große Verdienst, experimentell gezeigt zu haben, daß durch Bestäubung einer Art mit dem Pollen einer anderen Bastarde entstehen; er hatte sogar Bastarde dritten, vierten und fünften Grades erzogen und andererseits auch gezeigt, wie Bastarde durch wiederholte Bestäubung mit einer der Stammarten wieder in dieselbe zurückgeführt werden können.

Daß die Bestäubung zahlreicher Pflanzen durch Vermittlung des Windes erfolgt, konnte auch oberflächlichen Beobachtern der Natur nicht verborgen bleiben, wenn sie das Verhalten der Getreidearten, der Erle, der Haselnuß, einer Kiefer zur Zeit der Antherenreife und der Ausstreung des reichlich gebildeten Pollens beobachteten, von dem beim Anschlagen der Zweige Wolken von zahllosen Keimzellen die ♀ Blüten umschweben. Während bei den Gymnospermen solcher Windpollen direkt auf die Samenanlage gelangt, wird er bei den Angiospermen von einfachen fadenförmigen oder verzweigten Fangnarben aufgefangen, um von ihnen aus den Befruchtungsvorgang auszuführen. Diese Windpollen bildenden Pflanzen nennen wir jetzt anemophile, und genauere Untersuchungen haben ergeben, daß derselbe immer in großen Mengen in hängenden Blüten oder Blütenständen oder in Antheren auf elastischen schleudernd wirkenden Staubfäden erzeugt wird, daß er stets leicht und glatt ist. Aber schon frühzeitig hatte man beobachtet, daß aus den Blütenständen des ♂ Feigenbaumes, *Caprificus*, eine kleine Gallwespe mit Pollen reich beladen auskriecht und in die Blütenstände der ♀ Feigenbäume hineinkriechend die Befruchtung vollzieht. Diesen Vorgang der Bestäubung durch ein Tier kannte auch Koelreuter; aber er bezeichnet es als eine Entdeckung, daß er auch bei anderen Pflanzen, wie Kürbis, Malvengewächsen, Schwertlilien usw., Bestäubung durch Insekten wahrgenommen hat, welche Nektar aus den Blüten holen, dabei den ihnen anhaftenden Pollen mitnehmen und unabsichtlich an anderen Blüten abstreifen. Somit waren die Grundzüge der Bedeutung der Insekten für die Bestäubung, der Entomophilie, schon durch Koelreuter begründet. Erheblich vertieft wurden die Beobachtungen und Deutungen auf diesem Gebiet durch Ch. K. Sprengel.

II. Die Theorie von den Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten. »Bestäubungstheorie«. Christian Konrad Sprengel 1793—1859.

1793. Ch. K. Sprengel: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. — In dieser höchst bedeutenden und grundlegenden Schrift wurden namentlich folgende Anschauungen begründet.

1. Die Nektarien oder Saftdrüsen, welche an den verschiedensten Teilen der Blüten auftreten können, sondern den Honig ab, welcher von Insekten aufgesucht wird, die bei dem Besuch der Blüten den klebrigen Pollen von den geöffneten Pollensäcken unwillkürlich hinwegnehmen und bei dem Besuche anderer Blüten auf deren Narben abstreifen. Sogenannte Safthalter bewahren den Nektar so lange auf, bis er von den Insekten abgeholt wird; auch ist durch die Organisation der Blüten verhindert, daß der Nektar durch Regen verdorben wird. Bisweilen sind besondere Saftdecken ausgebildet, wenn nicht die Blütenhüllen als solche fungieren.

2. Die auffallenden, nicht grünen Blütenhüllen (manchmal auch Hochblattgebilde) dienen als Lockmittel für die herumschwärmenden Insekten; fast immer finden sich solche an den Nektar ausscheidenden Blüten. Die am Tage sich entfaltenden Blüten besitzen in der Regel in der Nähe der Nektarien anders gefärbte Flecken, sogenannte Saftmale, welche die Insekten nach dem Honigbehälter hinleiten. Aufmerksam gemacht werden die Insekten auf die Nektar ausscheidenden Blüten auch durch deren Geruch.

3. Alle Blüten, welche keine Lockmittel und keine Nektarien haben, werden auf mechanische Art, nämlich durch den Wind bestäubt. Bei diesen windblütigen Gewächsen wird verhältnismäßig mehr Blütenstaub erzeugt als bei den anderen; auch ist ihr Blütenstaub trocken. Antheren und Narben liegen frei an der Luft; nicht selten sind die letzteren von beträchtlicher Größe und dadurch imstande, mehr Pollen aufzufangen.

4. Bei den Saftblüten stäuben die Antheren selten zu der Zeit aus, in welcher die Narben empfängnisfähig sind; sie sind selten homogam (♂ und ♀ Organe in derselben Blüte zu gleicher Zeit zur Zeugung bereit). Vielmehr ist die häufigere Erscheinung das Gegenteil, d. h. die meisten Saftblüten sind dichogam. Diejenigen Pflanzen, bei welchen die Antheren ausstäuben, ehe die Narben derselben Blüten empfängnisfähig sind, bezeichnete Sprengel als androgynische (proterandrische von Delpino genannt) Dichogamisten; dagegen nannte er diejenigen, bei denen die Narben empfängnisfähig werden, ehe die Antheren derselben Blüten ausstäuben, gynandrische (als proterogynische von Delpino bezeichnet). Sowohl aus diesen Vorkommnissen, wie auch aus dem häufigen Vorkommen eingeschlechtlicher Blüten schloß schon Sprengel, »die Natur scheine es nicht haben zu wollen, daß irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werde«. Er ist also der Entdecker des »Gesetzes der vermiedenen Selbstbefruchtung«, für welches zwei Menschenalter später, nach vollständiger Stagnation auf diesem Gebiete, durch Darwin, F. Hildebrand, Delpino u. a. zahlreiche Belege beigebracht wurden.

III. Weitere Ausbildung der Bestäubungstheorie. 1858. Ch. Darwin: On the agency of bees in the fertilisation of Papilionaceous flowers, in Ann. and Magaz. of nat. hist. 3. ser. II. 461.

1862. On the various contrivances by which British and foreign Orchids are fertilized by insects.

Die letztere Arbeit hatte namentlich den Zweck, zu zeigen, daß kein Zwitter sich während einer Reihe aufeinander folgender Generationen immer selbst befruchte, sowie auch darauf hinzuweisen, wie gewisse Teile der Blüten durch langsame Abänderung sich bestimmten Verrichtungen anpassend modifiziert werden.

1862—1868. Mehrere Abhandlungen über Pflanzen mit dimorphen und trimorphen Blüten. Zusammenfassung aller in diesen Abhandlungen dargestellten Tatsachen in dem Werk: Different forms of flowers on plants of the same species.

Hier wurde zum ersten Male auf das bei *Primula officinalis*, *Hottonia palustris*, *Pulmonaria officinalis* und anderen leicht zu beobachtende Verhältnis der Heterostylie aufmerksam gemacht, wonach bei derselben Art die eine Pflanze langgriffelige Blüten mit kurzen Staubblättern, die andere kurzgriffelige Blüten mit langen Staubb. trägt. Es wurde ferner gezeigt, daß in beiderlei Blüten die längeren Organe sowie auch die kürzeren unter sich gleiche Länge besitzen und daß demzufolge die Insekten, welche eine Blüte mit hochstehenden Antheren besucht hatten, den aus derselben entnommenen Pollen am ersten auf einer langgriffeligen Blüte abstreifen müßten, weil sie, immer nach derselben Stelle in der Blüte, dem Nektarium, strebend, notwendigerweise bei diesem Geschäft in der zweiten Blüte dieselbe Stellung einnehmen, wie beim Besuch der ersten. Die trimorphen Blüten von *Oxalis acetosella* und *Lythrum salicaria* besitzen zwei Kreise von Staubb. und bei diesen Pflanzen können sowohl die Griffel wie die Staubb. lang, mittellang und kurz sein. Ein Hauptverdienst Darwins war es, experimentell nachgewiesen zu haben, daß die Bestäubung einer solchen dimorphen oder trimorphen Pflanze den ungleich größten Erfolg hat, wenn die Höhe der Antheren gleich ist der Länge des Griffels bei der befruchteten Pflanze. Es war also hier sicher nachgewiesen, daß Kreuzbefruchtung zwischen ungleichen Blüten für die Erhaltung der Art am vorteilhaftesten sei.

1876. The effects of own and self fertilisation in the Vegetable Kingdom. Durch 11 Jahre lang dauernde Versuche hatte Darwin festgestellt, daß in den meisten Fällen die Produkte gekreuzter Pflanzen die der selbstbefruchteten an Größe, Üppigkeit und Stärke übertreffen und daß namentlich auch die Kreuzung zwischen verschiedenen Pflanzenstöcken sich vorteilhafter erweise, als die zwischen den Blüten desselben Pflanzenstockes.

1862—1882. Asa Gray: Zahlreiche Abhandlungen über Bestäubung amerikanischer Orchidaceen, über Kleistogamie und Dimorphismus, zumeist im Amer. Journ. of Sci. and Arts.

1864—1901. F. Hildebrand: Zahlreiche Abhandlungen über Beobachtungen und Experimente, welche die Vorteile der Fremdbestäubung nachweisen. Besonders hervorzuheben: Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen, Leipzig 1867. — Über die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen. Verh. der Leop. Carol. Akad., Dresden 1869. — Über die Bestäubungsvorrichtungen bei den Fumariaceen, in Pringsheims Jahrb. VII (1869). — Über den Trimorphismus in der Gattung *Oxalis*, Monatsber. der Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1866 usw.

1865—1900. F. Delpino: Er beobachtete und experimentierte in ähnlicher Weise, steht jedoch auf teleologischem Standpunkt und nimmt an, daß alle Anpassungserscheinungen vom freien Willen der organischen Wesen selbst ausgehen. Seine Beobachtungen erstreckten sich auf viele südliche, anderen Forschern nicht zugängliche Pflanzen. Besonders hervorzuheben: Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale, Milano 1868—1870.

1866—1897. Fritz Müller (Bruder Hermann Müllers) stellte in der Umgebung von Blumenau in Südbrasilien zahlreiche Beobachtungen über Bestäubungsverhältnisse der dort heimischen Pflanzen an, deren Resultate er teils in der Bot. Zeit. 1866—1870, teils in der Jenaischen Zeitschrift f. Naturw. 1871/72, teils im Kosmos 1878—1886, teils in den Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1888 und 1895 veröffentlichte. Er beobachtete namentlich Bestäubungsverhältnisse an Orchidaceen, an *Abutilon*, *Passiflora*, an Zingiberaceen, an Bromeliaceen, das Verhalten der Feigenwespen, Ornithophilie und anderes. Alle zerstreuten Aufsätze gesammelt in F. Müller, Werke, Briefe und Leben, herausgeg. von A. Möller. (Jena 1915—1921; G. Fischer).

1867—1896. F. Ludwig: Nach Veröffentlichung zahlreicher eigener Beobachtungen über Bestäubungsverhältnisse und mehrfacher Besprechungen über die Beobachtungen anderer Forscher veröffentlichte er ein Lehrbuch der Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1895, in welchem der vierte Abschnitt der Blütenbiologie gewidmet ist.

1868—1869. S. Axel: Om det färgade hyllets betydelse för växten. Bot. Notiser 1868, 115—124. — Om anordningarna för fanerogama växternas befruktning. Stockholm 1869.

1872—1884. Hermann Müller: Hauptwerke:

1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider. — Dieses Werk ist das bedeutendste des verdienstvollen Forschers. Der Wert desselben liegt einerseits in der vollständigen Zusammenstellung aller bis dahin gemachten, auf Insektenbefruchtung bezüglichen Beobachtungen und einer erheblichen Erweiterung derselben, sodann aber auch darin, daß der Verfasser es sich zur Aufgabe stellt, die Organisation der Insekten selbst mit Rücksicht auf die von ihnen besuchten Blüten zu prüfen.

1881. Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. — Die Tendenz des Werkes ist dieselbe wie bei dem vorigen, doch wird in demselben eine Menge neues Material herbeigeschafft und namentlich auf die stufenweise Entwicklung der Blütenfarben, welche nach des Verfassers Ansicht durch die Insekten gezüchtet sein sollen, hingewiesen. Dieser Ansicht kann aber nicht zugestimmt werden.

1867—1897. Th. Meehan beschrieb eine große Anzahl von Beobachtungen über Selbstbestäubung und Fremdbestäubung amerikanischer Pflanzen in verschiedenen amerikanischen Zeitschriften, besonders in den Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Bull. Torr. Bot. Club und Bot. Gazette.

1872—1893. Ch. Riley verfaßte zahlreiche Abhandlungen über das eigenartige Verhalten der in den Blüten der *Yucca*-Arten lebenden Motten *Promuba yuccasella* und *Prodoxus* und deren Bestäubungstätigkeit.

1872—1891. A. Kerner (seit 1887) von Marilaun.

1873. Die Schutzmittel des Pollens gegen die Nachteile vorzeitiger Dislokation und gegen die Nachteile vorzeitiger Befruchtung. — 1876. Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste.

In der ersten Schrift wird gezeigt, wie einerseits die Stellung der Blütenteile zu einander, die Richtung der Blüten usw. das Naßwerden oder das vorzeitige Ausstreuen des Pollens verhindern; in der zweiten wird an zahlreichen Beispielen dargetan, daß die Organisation der Pflanzen mehrfach geeignet ist, solche Insekten fernzuhalten, welche zwar das Streben haben, zu den Blüten vorzudringen, aber nicht bei der Bestäubung mitwirken.

Eine gleiche Tendenz liegt der Abhandlung von O. Kuntze, Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst, 1877, zugrunde.

1877—1900. E. Warming behandelte in seinen zahlreichen Abhandlungen über die biologischen Verhältnisse grönländischer Pflanzen und über die Pflanzenwelt von Lagoa Santa in Brasilien die Blütenbiologie arktischer und brasilianischer Pflanzen.

1879—1893. G. M. Thomson veröffentlichte Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse neuseeländischer Pflanzen, welche auch von Loew in Knuths Handbuch der Blütenbiologie III 2 S. 524 ff. besprochen werden. Wesentlich ergänzend sind Cockaynes Angaben über die Bestäubungsverhältnisse der in den einzelnen Regionen Neu-Seelands heimischen Pflanzen in seinem Buch: The Vegetation of New Zealand, in Engler u. Drude, Die Vegetation der Erde XIV (1921).

1879—1902. Trelease behandelte in mehreren kleinen Abhandlungen die Blütenbiologie zahlreicher amerikanischer Arten, in American Naturalist, im Bull. Torrey Bot. Club und Bot. Gazette.

1880—1890. MacLeod veröffentlichte blütenbiologische Beobachtungen an Pflanzen Belgiens und der Pyrenäen, meist in dem Jahrbuch Dodonaea.

1882—1885. H. Graf zu Solms-Laubach: Herkunft, Domestikation und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaumes (*Ficus carica* L.), Abhandl. d. Kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Bd. XXVIII (1882). — Die Geschlechtsdifferenzierung der Feigenbäume, Bot. Zeitg. 1885. — Siehe auch 1911 Ravasini und 1924 Leick.

1882. Paul Mayer: Zur Naturgeschichte der Feigeninsekten, Mitt. aus der Zool. Station in Neapel, Bd. III Heft 4 (1882).

1884—1908. E. Loew:

1884. 1886. Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des botanischen Gartens zu Berlin; im Jahrb. des kön. bot. Gartens und des bot. Museums zu Berlin. Während H. Müller durch Zählungen der Blumenbesucher die Frage zu erledigen suchte, welche Insektenkategorie an einer Blumenspezies vorzugsweise als Bestäuber tätig ist, suchte Loew zu ermitteln, welche Auswahl unter den ihr in einem großen botanischen Garten natürlich sehr zahlreichen (und dem Insekt oft völlig fremden) dargebotenen Blumenformen und Blumenfarben jede einzelne Insektenart trifft. Es hat sich als Resultat ergeben, daß in der Tat jede Insektengruppe diejenige Blumenkategorie relativ am meisten bevorzugt, für deren Ausnutzung sie auch in körperlicher Beziehung am besten ausgerüstet erscheint. Auch hat sich in Übereinstimmung mit H. Müllers Erfahrungen gezeigt, daß blumentüchtigere Insekten im allgemeinen die dunkeln Blumenfarben, die ungeschickten dagegen die hellen Farben bevorzugen.

Auch später noch stellte Loew an zahlreichen außereuropäischen Arten des Berliner botanischen Gartens blütenbiologische Untersuchungen an. 1894 veröffentlichte er: Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Sodann erwarb er sich mit Unterstützung von O. Appel ein besonderes Verdienst durch die Bearbeitung und Herausgabe des von P. Knuth in Angriff genommenen dritten Bandes des Handbuchs der Blütenbiologie, in welchem die bisher in außereuropäischen Gebieten gemachten blütenbiologischen Beobachtungen behandelt wurden (Leipzig 1904—5). Besonders wertvoll ist in diesem Band der am Schluß (S. 480—599) von Loew gegebene »Rückblick«, eine Reihe zusammenfassender Betrachtungen, besonders über die geographische Verbreitung der Bestäubungseinrichtungen, sowie auch über den Zusammenhang zwischen den Blumeneinrichtungen der verschiedenen Gebiete und ihrer anthophilen Fauna: I. Arktische Zone. — II. Gemäßigte Zone, 1. Waldgebiet Nordamerikas, 2. Nordamerikanisches Xerophytengebiet, 3. Kapland, 4. Neu-Seeland und antarktische Inseln. — III. Tropenzone. — Sehr wertvoll ist auch seine Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage, Berlin 1895. Ferner sei erwähnt: Die ornithophilen Blüten in ihren Beziehungen zu den Lebensgewohnheiten blumenbesuchender Vögel, Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1907.

1886—1925. O. Kirchner lieferte zahlreiche Beiträge zur Blütenbiologie, namentlich württembergischer Pflanzen. — Flora von Stuttgart 1888 (Stuttgart); Blumen und Insekten, Leipzig 1911.

1887—1899. P. Knuth verfaßte, nachdem er seit 1889 blütenbiologische Beobachtungen angestellt hatte, ein zweibändiges Werk (in 3 Teilen): Handbuch der Blütenbiologie unter Zugrundelegung von Hermann Müllers Werk: Die Befruchtung der Blumen durch

Insekten, Leipzig 1898, 1899, welches ein sehr umfangreiches Verzeichnis der bis dahin erschienenen blütenbiologischen Literatur, eine historische Einleitung und Beschreibung der hauptsächlich in Europa und im arktischen Gebiet gemachten blütenbiologischen Beobachtungen enthält. Über den dritten in zwei Teilen erschienenen Band vgl. den vorangegangenen Abschnitt über Loew.

1890—1891. G. F. Scott Elliot veröffentlichte in den *Annals of Botany* IV und V Beobachtungen über Bestäubungsverhältnisse südafrikanischer und madagassischer Pflanzen, namentlich auch über Ornithophilie.

1888—1901. Ch. Robertson hat in sehr zahlreichen Abhandlungen, welche meist in der *Botanical Gazette* erschienen, die Beziehungen der Insekten zu nordamerikanischen Pflanzen beschrieben.

1894—1899. O. Ekstam studierte die Blütenbestäubung arktischer Pflanzen auf Nowaja-Semlja, in den schwedischen Hochgebirgen und auf Spitzbergen und veröffentlichte seine Arbeiten in den *Svensk Vetensk. Acad. Förhandling*.

1895—1896. F. Plateau behandelte hauptsächlich die Frage: *Comment les fleurs attirent les insectes*, in 5 Abhandlungen im *Bulletin der Académie royale de Belgique*. Er bedeckte Blütenköpfe von nicht gefüllten Dahlien teils ganz, teils nur in ihren Randblüten mit gefärbten Papieren oder mit Blättern, welche das Grün der Dahlia-Blätter besaßen, und konnte dabei lebhaften Insektenbesuch beobachten. Er folgerte hieraus, daß die Insekten nicht durch Blütenform und Blütenfarbe angelockt werden, sondern wahrscheinlich durch den Geruch. Auch nach Entfernung der Kronen der Randblüten erfolgte starker Insektenbesuch. Ferner konnte er, wie schon vor ihm Bonnier, Errera und Gevaert zeigen, daß Insekten verschiedenfarbige Varietäten derselben Art nacheinander besuchten. Doch kann nach Knuths Meinung daraus noch nicht gefolgert werden, daß die Farbe für die Anlockung der Insekten ganz ohne Bedeutung sei, da die Honigbiene, wenn sie sich erst einmal zwischen ähnlich gestalteten und gefärbten Blüten orientiert hat, streng an der einmal ausgesuchten Blumenart festhält. Knuth spricht sich nach weiterer Prüfung der Plateauschen Versuche teils mit künstlich hergestellten Blüten, teils mit natürlichen, ihrer Krone größtenteils beraubten Blüten dahin aus, daß die Anlockung aus weiterer Ferne wohl meist durch den Geruch der Blüten bewirkt werde, daß beim Näherkommen der Insekten (auf 1—2 m) die Blütenfarben die weitere Anlockung übernehmen und daß beim Auffliegen auf die Blumen endlich die Saftmale den Wegweiser zum Honig bilden. Siehe auch weiter unten unter C. Hess bis Porsch.

1895—1901. E. Ule hat auf seinen vielen Reisen in Brasilien, namentlich in der Hylaea des Amazonasstromgebietes, mehrere interessante Bestäubungsverhältnisse feststellen können.

1896—1901. Johow erforschte die Bestäubungsbiologie chilenischer Blüten und lieferte namentlich Beiträge zur Ornithophilie.

1900—1925. E. Werth beschreibt: *Ostafrikanische Nectarinienblumen und ihre Kreuzungsvermittler* in *Verhandl. des Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg* XLII. (1900) 222. — Kurzer Überblick über die Gesamtfrage der Ornithophilie, enthaltend: A. Beispiele und Klassifikation ornithophiler Blumenformen und B. Allgemeine Eigentümlichkeiten der Vogelblumen und ihrer Kreuzungsvermittler, in *Englers Botan. Jahrb.* LIII (1915) Beiblatt 116 S. 314—377. Enthält auch Verweisungen auf einschlägige Literatur.

1902. A. Günthart, *Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung Saxifraga*. — *Bibliotheca botanica*, Heft 58 mit 11 Tafeln. — Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen, Jena 1910.

1903. R. E. Fries, *Beiträge zur Kenntnis der Ornithophilie in der südamerikanischen Flora*, *Arkiv f. Botanik utgiv. af K. Svensk Vet. Akad.* I. (1903) 389—439, enthält die Anführung einer großen Anzahl brasilianischer Pflanzen, bei denen der Verfasser Besuch von Kolibris beobachtete. Es ist jedoch hierbei zu berücksichtigen, daß sowohl Kolibris wie Honigvögel auch den die Blüten besuchenden Insekten nachgehen.

1904—1920. K. Goebel: *Kleistogame Blüten*, *Biol. Zentralbl.* XXIV (1904). — Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, Jena 1920. In letzterem Werk stellt sich der Verfasser die Aufgabe, die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen im Zusammenhang vergleichend zu behandeln und dabei namentlich die Frage zu prüfen, ob diese als Anpassungserscheinungen zu betrachten sind oder nicht. Bekannt-

lich herrscht vielfach und ganz besonders bei Verfassern populärer botanischer Schriften und Handbücher die Neigung vor, ohne weiteres die von den Pflanzen ausgeführten Bewegungserscheinungen als für gewisse Aufgaben derselben erworbene Eigenschaften anzusehen. Verfasser glaubt aber auf Grund seiner Untersuchungen betonen zu müssen, daß viele »Anpassungen« gar nicht solche sind, sondern *Ausnützung* anderweitiger Vorgänge und daß es sich nicht um eine im Kampf ums Dasein durch Anhäufung kleiner nützlicher Abänderungen erworbene Zweckmäßigkeit handelt, ebensowenig um eine zielstrebige. Verfasser gibt übrigens zu, daß für manche Entfaltungsbewegungen, für welche er jetzt eine teleologische Deutung zurückweisen zu müssen glaubt, später durch eine bessere Einsicht noch eine Nützlichkeitsdeutung gefunden werden kann. Besonders beachtenswert ist die Anschauung, daß die phylogenetische Entwicklung verwickelter Anpassungen eine zwangsläufige, durch die innere Beschaffenheit der einzelnen Gruppen bedingte war, zwangsläufig aber nicht durch Anhäufung richtungsloser nützlicher Variationen, sondern dadurch, daß die Richtung der Formbildung durch die Beschaffenheit der betreffenden Pflanzengruppen gegeben war und die Selektion nur direkt unzweckmäßige Glieder dieser Reihe ausmerzte. Das systematische Studium größerer Pflanzenfamilien führt auch zu dieser Schlußfolgerung. Siehe auch S. 73, 74 gegen den Schluß dieses Abschnittes.

A. Franceschini: Contributo allo studio della cleistogamia (in Rivista di Fis., Matem. e Scienze natur. Pavia VIII. 1907—1908), Zusammenstellung der bekannten Fälle.

1908. O. Porsch: Die Honigersatzmittel der Orchideenblüte, im Erl. Text zu Tafel CXI und CXII der Knyschen Wandtafeln (1908). Siehe auch weiter unten.

1911. R. Ravanini: Die Feigenbäume Italiens und ihre Beziehungen zueinander. Diss. Bern 1911. Wichtige Monographie.

1911—1918. G. Tischler: Das Heterostylie-Problem, Biol. Zentralblatt XXXVIII (1911) 11; *Lythrum salicaria* mit Beziehung auf das Illegitimitätsproblem, in Festschrift Stahl 1918.

1912, 1913. K. Schnarf: Vergleichende Charakteristik der Vogelblumen, ein ökologisches Sammelreferat, im Jahresbericht des k. k. Staatsgymnasiums im VI. Bezirke Wiens über das Schuljahr 1912/13.

1913. F. W. Neger: Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage, Stuttgart, F. Enke.

1913. C. Hess: Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen, Zool. Jahrb. XXXIV (1913), Münchner Mediz. Wochenschrift 1914, Nr. 27, Archiv f. d. gesamte Physiologie CLXIII (1916), CLXX (1918).

1914. K. v. Frisch: Der Farbensinn und Formensinn der Biene, Zool. Jahrb. XXXV (1914); Über den Geruchssinn der Biene, Zool. Bot. Ges. Wien LXVIII (1918); Zur Streitfrage nach dem Farbensinn der Bienen, Biol. Zentralbl. XXXIX (1919).

1916. L. Diels: Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXXIV (1916) 158—174.

1919—1921. F. Knoll: Gibt es eine Farbendressur der Insekten? in: Die Naturwissenschaften, 1919. — Insekten und Blumen, Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren, Heft 1. I. Zeitgemäße Ziele und Methoden für das Studium der ökologischen Wechselbeziehungen. II. *Bombylius fuliginosus* und die Farbe der Blumen, Wien 1921.

1922 u. ff. O. Porsch: Methodik der Blütenbiologie, in Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI. Methoden zur Erforschung der Leistungen des Pflanzenorganismus, Teil 1, Heft 4 (Lief. 81). Verfasser weist darauf hin, daß die exakte Blütenbiologie vor allem eine gründliche Feststellung, Analyse und geschichtliche Erforschung des Bestäubungslebens erfordert. Alle mit dem Bestäubungsvorgang im Zusammenhang stehenden Erscheinungen sind bei der zu beobachtenden Art festzustellen, ohne Rücksicht darauf, ob sie dem Beobachter für die Pollenübertragung vorteilhaft erscheinen oder nicht. Bei der Analyse der Bestäubungsvorgänge bedarf es auch der Berücksichtigung der für die Fremdbestäubung belanglosen, unvorteilhaften bzw. schädlichen Erscheinungen und der vergleichenden Betrachtung. Porsch zeigt auch, wie sehr experimentelle Vertiefung für die Blütenbiologie von Wichtigkeit ist. Hierbei wird darauf hingewiesen, daß es sich empfiehlt, Versuche möglichst im Freien am natürlichen Standort vorzunehmen, wo die Besucher der Blüten ihr Sinnesleben in gewohnter Weise voll be-

tätigen. Es wird ferner hervorgehoben, daß das Tier am Blumenbesuch nur insoweit interessiert ist, als hierbei die Befriedigung seiner eigenen körperlichen Bedürfnisse oder die der Brut oder beides in Betracht kommt. Sehr umfassend werden die von demselben Verf. herausgegebenen Vogelblumenstudien, von denen Teil I in Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. LXIII (1924) 553—706 erschienen ist.

1923—1925. F. Laibach: Die Abweichungen vom »mechanischen« Zahlenverhältnis der Lang- und Kurzgriffel bei heterostylen Pflanzen; Biolog. Zentralblatt XLIII (1923) Heft 2. — Zum Heterostylproblem; Biolog. Zentralblatt XL (1925).

1924. E. Leick: Die Kaprifikation und ihre Deutung im Wandel der Zeiten. — Mitt. d. Deutsch. Dendrolog. Ges. XXXIV (1924) 263—283.

Je nachdem die Bestäubung auf derselben Blüte oder zwischen verschiedenen Blüten erfolgt, unterscheidet man folgende Fälle:

1. Autogamie (Delpino) oder Selbstbestäubung. Der Pollen gelangt auf die derselben Blüte angehörige Narbe. Nur in Zwitterblüten möglich.

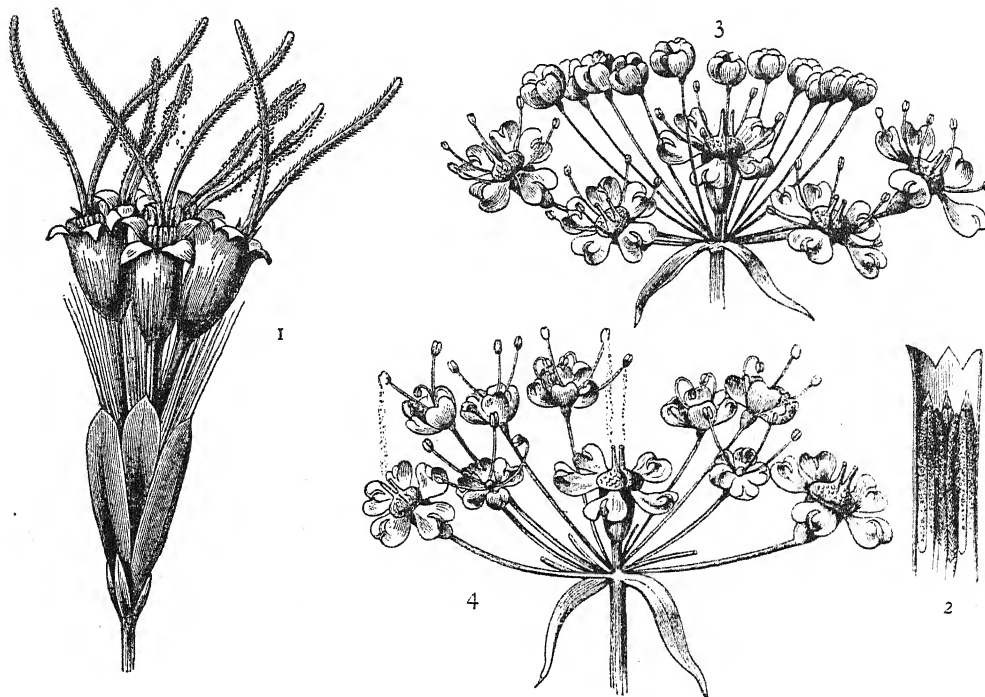


Fig. 74. Geitonogamie mit haftendem Pollen. 1 Kreuzung der Griffeläste benachbarter Blüten in dem Köpfchen von *Eupatorium cannabinum* L. 2 Längsschnitt durch den oberen Teil einer jungen Blüte dieser Art. 3 Döldchen von *Chaerophyllum aromaticum* L.: die echten Zwitterblüten geöffnet, die scheinzwittrigen Blüten noch geschlossen. 4 Dasselbe Döldchen: die echten Zwitterblüten bereits ohne Staub, die scheinzwittrigen geöffnet, deren Antheren Pollen auf die Narben jener streuend. (Nach Knuth.)

2. Allogamie (Kerner) oder Fremdbestäubung. Der Pollen gelangt auf die Narbe einer andern Blüte. Der Erfolg der Bestäubung führt zur Allokarpie.

a) Geitonogamie (Kerner) oder Nachbarbestäubung zwischen den Blüten derselben Pflanze (Fig. 74). — Der Erfolg der Bestäubung führt zur Geitonokarpie.

b) Xenogamie (Kerner) oder Kreuzung findet zwischen den Blüten verschiedener Pflanzenstücke derselben Rasse einer Art statt. — Erfolg Xenokarpie.

3. Bastardierung findet zwischen Blüten verschiedener Arten, Varietäten oder Rassen statt. — Erfolg Bastardokarpie.

Ferner geben wir hier noch eine von L. Errera und G. Gevaert im Bull. de la Soc. roy. de botan. de Belgique XVII (1878) 38—181 publizierte Übersicht über die verschiedenen Kategorien von Geschlechterverteilung und Bestäubungseinrichtung.

I. Monomorphe Individuen. Alle Individuen gleich in bezug auf ihre Blüten.

1. Monomorphe Blüten. Alle Blüten gleich und ♂.

A. Kleistogamie (Kuhn). Alle Blüten bleiben immer geschlossen; keine Kreuzung möglich. Solches fand ich bei getrockneten Exemplaren der Gesneraceen *Streptocarpus albiflorus* Engl., *St. Kerstingii* Engl. und *St. violascens* Engl. aus Togo und Kamerun. Es ist aber sehr wohl möglich, daß noch Exemplare mit chasmogamen Blüten aufgefunden werden. Es ist bemerkenswert, daß nur westafrikanische caulescente Arten diese ausgeprägte Kleistogamie zeigen; es müssen innere Ursachen vorliegen, welche ein frühzeitiges Auskeimen der Pollenkörner in der Knospe hervorrufen.

B. Chasmogamie (Axell). Alle Blüten öffnen sich; Kreuzung immer möglich.

a. Direkte Autogamie (Selbstbestäubung). Homogam (Sprengel). Der Pollen fällt unmittelbar auf die Narbe derselben Blüte.

* Direkte Autocarpie. Die direkte Autogamie ist wirksam (Selbstfertilität): *Trifolium arvense*.

** Keine direkte Autocarpie. Die Selbstbestäubung bewirkt keine Befruchtung (Selbststerilität): *Corydalis cava*.

b. Keine direkte Autogamie. Der Pollen fällt nicht unmittelbar auf die Narbe.

* Herkogamie (Axell). Homogam; aber Anthere und reife Narbe räumlich getrennt: *Anacamptis pyramidalis*.

** Dichogamie (Sprengel). Anthere und reife Narbe zeitlich getrennt.

† Proterandrie (Delpino) oder Protandrie (Hildebrand). Anthere aufspringend, ehe die Narbe geschlechtsreif ist: *Teucrium scorodonia*.

†† Proterogynie (Delpino) oder Protogynie (Hildebrand). Narbe vor dem Aufspringen der Anthere geschlechtsreif: *Aristolochia clematitis* (Fig. 76).

2. Pleomorphe oder dimorphe Blüten. Die Blüten desselben Individuums sind von zwei oder mehreren Arten.

A. Chasmo-Kleistogamie (Delpino). Die Blüten alle ♂, die einen kleistogam, die anderen chasmogam: *Oxalis acetosella*, *Streptocarpus princeps* (Fig. 75) und andere Arten.

B. Monöcie. Die Blüten desselben Individuums unterscheiden sich durch ihr Geschlecht; einige sind immer eingeschlechtlich.

a. Die Blüten desselben Stockes sind dreierlei oder zweierlei.

* Coenomönöcie (Kirchner). Blüten ♂, ♀ und ♂.

** Andromönöcie (Darwin). Blüten ♂ und ♂: *Veratrum album*, *Aesculus hippocastanum* (Fig. 77).

*** Gynomönöcie (Darwin). Blüten ♂ und ♀: *Parietaria officinalis*.

**** Agamönöcie. Blüten ♂ und geschlechtslos: *Viburnum opulus*.

***** Eigentliche Monöcie (Linné). Blüten ♂ und ♀: *Cucurbita pepo*.

b. Trimönöcie. Die Blüten desselben Stockes sind dreierlei. Monöcische Polygamie (Darwin). Blüten ♂, ♂ und ♀: *Saponaria ocymoides*.

II. Pleomorphe oder heteromorphe Individuen. Mehrere oder zwei Arten von Individuen, die sich durch ihre Blüten unterscheiden.

A. Heteromesogamie. Die Individuen unterscheiden sich durch die Befruchtungsart der Blüten.

a. Auto-Allogamie. Die einen Individuen überwiegend der Selbstbefruchtung, die anderen überwiegend der Kreuzbefruchtung angepaßt: *Viola tricolor*.

b. Homo-Dichogamie (Errera und Gevaert). Die einen Individuen homogam, die anderen dichogam: *Ajuga reptans*.

c. Di-Entomophilie. Die einen Individuen der einen, die anderen einer anderen Gruppe von Insekten angepaßt: *Iris pseudacorus*.

B. Heterostylie (Hildebrand). Die Individuen unterscheiden sich äußerlich durch die Lage ihrer Geschlechtsorgane; zu voller Fruchtbarkeit ist die Vereinigung verschiedenartiger Individuen notwendig.

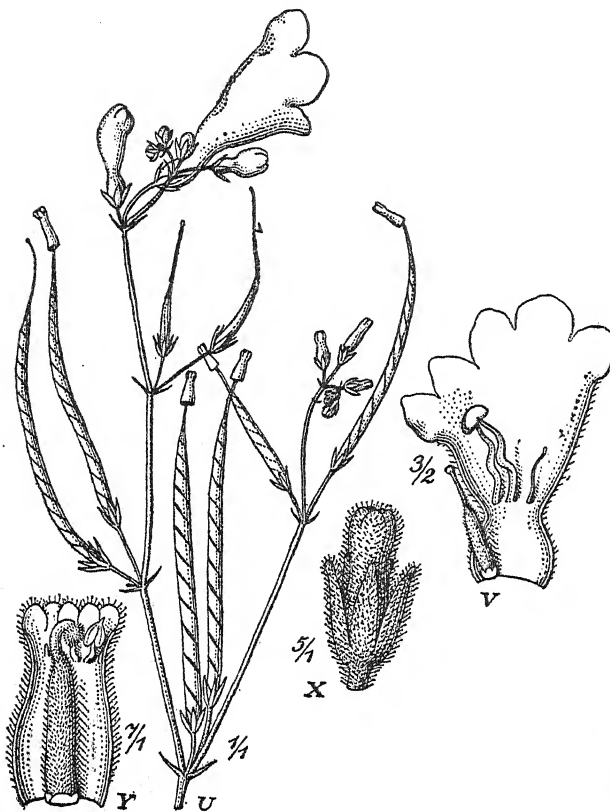


Fig. 75. *Streptocarpus princeps* Mildbr. et Engl. U Teil des Blütenstandes mit kleistogamen und chasmogamen Blüten, V chasmogame Blüte geöffnet, das Pistill mit seiner Narbe noch nicht die Antheren erreichend, X kleistogame Blüte, Y dieselbe aufgerollt mit einer der Narbe anliegenden Anthere und einer von derselben abgelösten Anthere. (Original. Vgl. weiter Engl. Bot. Jahrb. LVII. (1921) 204, Fig. 1, 2.)

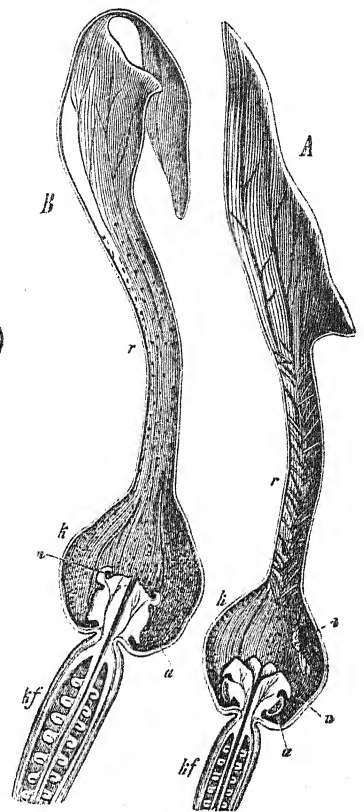


Fig. 76. Proterogynische Blüte von *Aristolochia clematitidis* L. A vor, B nach der Befruchtung; r Röhre der Perigons, k Kessel desselben, a Narbe, a Antheren, hf Insekt, hf Fruchtknoten. (Nach Sachs.)

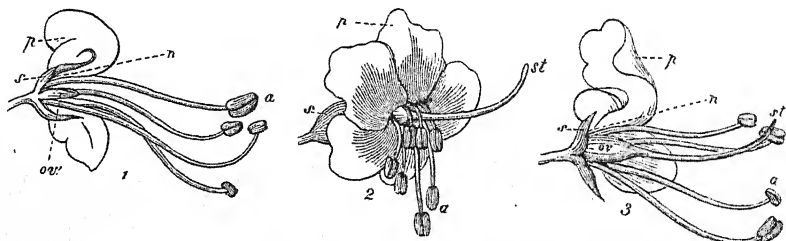


Fig. 77. *Aesculus hippocastanum* L. Andromonözisch. 1 ♂ Blüte, 2 und 3 Zwitterblüten, 2 im ♀ Stadium, 3 im ♂ Stadium. (Nach Herm. Müller.)

- a. Heterodistylie, Dimorphismus. Zwei Arten von Individuen, langgriffelige und kurzgriffelige: *Primula elatior* (Fig. 78).
- b. Heterotristylie, Trimorphismus. Drei Arten von Individuen, lang-

mittel- und kurzgriffelige: *Lythrum salicaria*, *Oxalis gracilis* und andere (Fig. 79).

C. Heterodichogamie. Die Individuen unterscheiden sich zeitlich durch die Reihenfolge der Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane: *Juglans regia*.

D. Polyöcie. Die Individuen unterscheiden sich durch das Geschlecht.

a. Diöcie. Die Individuen sind zweierlei.

* Androdiöcie (Darwin). ♂ Blüten auf dem einen Stock, ♀ auf dem anderen: *Dryas octopetala*.

** Gynodiöcie (Darwin). ♀ Blüten auf dem einen Stock, ♂ auf dem anderen: viele Labiaten.

*** Eigentliche Diöcie (Linné). ♂ Blüten auf dem einen Stock, ♀ auf dem anderen: *Salix caprea*.

b. Triöcie oder triöcische Polygamie (Darwin). ♂ Blüten auf einem Stock, ♀ auf einem anderen, ♂ auf einem dritten: *Fragaria excelsior*.

Bevor auf die Tierbestäubung eingegangen wird, ist noch einiges über die eigenartige Erscheinung der Kleistogamie zu bemerken:

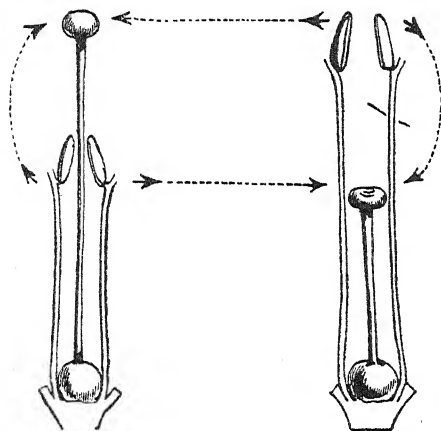


Fig. 78. Schema der bei heterostylen Primeln möglichen Bestäubungen. Die vertikalen Pfeile geben die legitimen, die horizontalen Pfeile die illegitimen Verbindungen an. (Nach Ch. Darwin.)

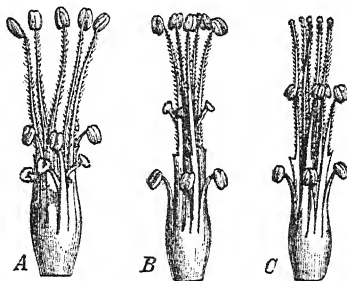


Fig. 79. *Oxalis gracilis* heterotristyl: A kurzgriffelige, B mittelgriffelige, C langgriffelige Form. (Nach Hildebrand.)

Nach Darwin (Die verschiedenen Blütenformen von Pflanzen der nämlichen Art, Deutsche Übersetzung, S. 290) »ist es durchaus nicht der Fall, daß die kleistogamen Blüten ihren Ursprung einer gehemmten Entwicklung verdanken; denn verschiedene Teile sind speziell so modifiziert worden, daß sie zur Selbstbefruchtung der Blüte helfen.« Goebel*) (Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, S. 28) dagegen ist der Ansicht, »daß die kleistogamen Blüten nicht unter Bedingungen entstehen, unter denen die Pflanze sie braucht, also z. B. dann, wenn die Bestäubungsvermittler für die chasmogamen Blüten fehlen, sondern manche Pflanzen sind mit der Fähigkeit ausgerüstet, unter bestimmten Ernährungsbedingungen Blüten auszubilden, die den normalen gegenüber Hemmungsbildungen darstellen, aber doch Samen hervorbringen. Sie können der Pflanze von besonderem Nutzen sein, wenn die Samenbildung in den normalen chasmogamen Blüten nicht gesichert ist, aber sie finden sich auch bei solchen Pflanzen, bei welchen diese Gefahr nicht besteht. Besondere 'Anpassungen' innerhalb dieser kleistogamen Blüten, wie sie von verschiedenen Seiten, auch von Darwin, angenommen wurden, waren aber nicht nachweisbar.« Nach meinen Erfahrungen bei *Streptocarpus* (Englers Bot. Jahrb. Bd. 57 [1921] 207) ist die Erzeugung kleistogamer Blüten nicht durch ungenügende Ernährung verursacht, sondern sie beruht auf inneren Ursachen, welche bewirkt haben, daß Empfängnisfähigkeit der Narben und Keimfähigkeit des Pollens zu-

*) Vgl. auch K. Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien, Biol. Zentralbl. XXIV (1905); Chasmogame und kleistogame Blüten bei *Viola*, Flora, Ergänzungsband 1905. — H. Ritzlerow, Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten, Flora XCVIII (1907).

sammenfallen, und die Gleichzeitigkeit beider Zustände führt zu frühzeitiger Befruchtung sowie zum Stillstand in der Entwicklung der Korolle. Ich fand kleistogame Blüten nur bei der Sektion *Caulescens* und hier wieder nur bei westafrikanischen Arten, und zwar bei Arten dreier Gruppen, entweder zugleich mit chasmogamen steril bleibenden Blüten am Ende des Blütenstandes oder ohne solche. Wo die Befruchtung in einer Blüte unterbleibt, kann die Korolle sich normal weiterentwickeln und zu einem Schauapparat werden, der Insekten anlockt. Daß bei unserm *Streptocarpus* die Kleistogamie nicht mit Verkümmern zusammenhängt, geht auch daraus hervor, daß es nicht nur Zwergformen mit 1—2 kleistogamen Blüten gibt, wie bei *St. albiflorus* Engl. und *St. violascens* Engl., sondern auch solche mit 1—2 chasmogamen Blüten, wie bei *St. muscicola* Engl. Bei dem nur getrocknet zur Verfügung stehenden *St. princeps* Engl. (Fig. 74 U, V) hat keine der chasmogamen Blüten Ansatz zur Fruchtentwicklung gemacht. Es ist schließlich wohl die Narbe in die Nähe der lange geschlossen bleibenden Antheren gelangt, so daß unter

Umständen Selbstbestäubung oder Insektenbestäubung erfolgen könnte; aber die Antheren liegen nicht den Narben an, wie in den kleistogamen Blüten, und so ist bei letzteren die Bestäubung fast immer gesichert. Nun gibt es aber viel mehr Arten von *Streptocarpus*, welche nur chasmogame und keine kleistogamen Blüten entwickeln und dabei doch regelmäßig, namentlich auch in der Kultur, Früchte tragen. Bei diesen, wie z. B. *St. Holstii* Engl. und *St. Wendlandii* Hort. Dammann, wird die Narbe schon in der Knospe bis zur geschlossenen Anthere hingeschoben, so daß Selbstbestäubung möglich ist, wenn die Narbe zur Zeit der Antherenreife empfängnisfähig ist.

Da sich herausgestellt hatte, daß Bestäubung nicht nur von Insekten, sondern auch von anderen Tieren ausgeübt wird, so stellt man im allgemeinen der Anemophilie die Zoidiophilie gegenüber und unterscheidet dann:

a) Chiropterophile Pflanzen (Fledermausblütler). Nur wenige Fälle bekannt, nämlich die diözische, in den Gebirgen Javas kletternde Pandanacee *Freycinetia*, deren roten Hochblätter von dem »fliegenden Hund« gefressen werden. Diese Fledermäuse verschleppen dabei auf ihren Köpfen ähnlich wie bestäubende Vögel reich-

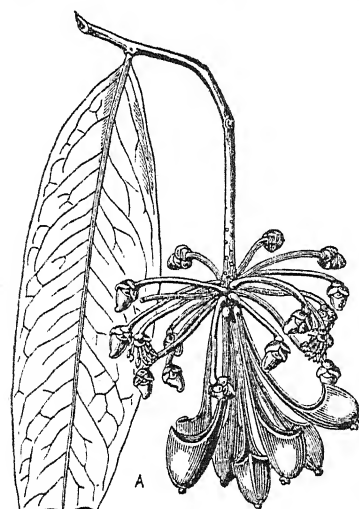


Fig. 80. *Marcgravia nepenthoides* Seem. Kolibriblume Brasiliens, nach unten hängend die Nektar führenden Brakteen, welche mit den Stielen der sterilen Blüten verwachsen sind. (Nach Wittmack.)

lich Pollen von den ♂ Pflanzen auf die ♀. Auch *Bauhinia megalandra* Gris. auf Trinidad wird von dortigen Fledermäusen regelmäßig besucht.

b) Ornithophile Pflanzen (Vogelblütler) sind sehr zahlreich in den wärmeren Ländern, in denen Kolibris (tropisches Amerika) und Honigvögel (Nectariniden in Afrika und dem tropischen Asien) vorkommen. Eine der auffallendsten, die Bestäubung durch Kolibris begünstigenden Organisationen finden wir bei der tropisch-amerikanischen Gattung *Marcgravia*. Wie nebenstehende Abbildung (Fig. 80) von *Marcgravia nepenthoides* Seem. zeigt, sind an den hängenden Luftsprossen dieser Kletterpflanzen die Blütenstiele der oberen verkümmerten Blüten mit den krugförmigen, eine Insekten anlockende Flüssigkeit absondernden Brakteen verwachsen; da die fruchtbaren unteren Blüten ihre Blumenblätter abwerfen, kommen zur Zeit des Ausstäubens ihrer nach unten gerichteten Antheren diese mit den Köpfchen der Kolibris, welche den in den kannenförmigen Brakteen befindlichen Insekten nachstellen, in Berührung, und die Kolibris streifen dann beim Besuch älterer, ihre Narben bloßlegender Blüten den mitgebrachten Pollen unwillkürlich auch an diesen Narben ab. — Ausführliche Zusammenstellung der reichen Literatur findet man bei Porsch, Vogelblumenstudien I in Pringsheims Jahrb. LXIII (1924) 700—706.

c) Als malakophile Pflanzen (Schneckenblütler) wurden namentlich von Delpino einzelne Araceen angesehen, an deren Blütenkolben Schnecken heim-

Herumkriechen auch mit dem Pollen in Berührung kommen, den sie gelegentlich auf empfangnisfähigen Narben abstreifen können. Es ist aber, da andere Bestäubungsverhältnisse bei diesen Pflanzen die Regel bilden, nicht anzunehmen, daß die Araceen auf diesen Schneckenbesuch angewiesen sind.

d) Entomophile Pflanzen (Insektenblütler). Die große Mehrzahl der Angiospermen. Je nach den Insekten, welche die Blüten einer Sippe vorzugsweise besuchen und je nach der dargebotenen Lockspeise werden die Blumen der entomophilen Pflanzen folgendermaßen bezeichnet:

1. Pollenblumen. Bieten nur Pollen dar. Vorherrschend weiß- und gelbblütige Strahlenblüten; aber auch rotblütige (*Papaver rhoeas*, *Rosa*) und blaublütige (*Anemone hepatica*). Besucher vorzugsweise kurzrüsselige Bienen und Schwebfliegen.
2. Nektarblumen mit freiliegendem Honig, der allgemein zugänglich ist. Namentlich Umbelliferen, aber auch andere. Vorherrschend weiße, grüngelbe oder gelbe Strahlenblüten, seltener rosafarbene. Besucher vorwiegend kurzrüsselige Wespen und kurzrüsselige Fliegen, kurzrüsselige Käfer und mittlrüsselige Fliegen.
3. Nektarblumen mit halbverborgenem Honig, lassen ihren Honig nur bei hellem Sonnenschein sehen (Kreuzblütler, *Ranunculus*, *Caryophyllaceae- Alsineae*, *Potentilla* usw.). Vorherrschend weiße und gelbe Strahlenblüten, seltener rote oder purpurfarbene. Besucher vorzugsweise mittlrüsselige Insekten, aber auch kurzrüsselige Bienen und Schwebfliegen.
4. Nektarblumen mit völlig geborgenem Honig. Vorherrschend rote, blaue und violette Strahlenblüten, aber auch schon zahlreiche zygomorphe Blüten. Besucher mehr langrüsselige Insekten (Bienen, namentlich Honigbienen, Wespen und Falter).
5. Blumengesellschaften mit völlig geborgenem Honig. Compositen mit Ausnahme der windblütigen *Artemisia*, Dipsacaceen und *Armeria*. Die weiß- und gelbblütigen haben ziemlich dieselben Besucher wie die Pflanzen der Kategorie 3, die rot bis violett blühenden werden von den Insekten besucht, welche für die Kategorie 4 in Betracht kommen.
6. Immenblumen. Farbe und Gestalt mannigfach, aber rote bis violette Farbe und Zygomorphie überwiegend. Vorwiegend Bestäubung durch Immen (Hymenopteren). — Papilionaten, Violaceen, Labiaten, Scrophulariaceen, *Aconitum*, *Delphinium*, *Corydalis* u. a. Es werden dann noch Untergruppen unterschieden: Bienenblumen im engeren Sinn, Hummelblumen, Bienen-Hummelblumen, Wespenblumen, Schlupfwespenblumen sowie die Übergangsgruppe Immen-Falterblumen.
7. Falterblumen (Schmetterlingsblumen), deren in tiefen engen Röhren oder Spornen verborgener Honig hauptsächlich von dem langen Rüssel der Schmetterlinge erreicht wird. — a) Tagfalterblumen, meist rot. — b) Nachtfalterblumen, weiß oder weißlich. Außer den Schmetterlingen beteiligen sich auch langrüsselige Bienen und Schwebfliegen am Besuch.
8. Fliegenblumen, welche besonders von Dipteren besucht werden, zerfallen in 5 Untergruppen: a) Ekelblumen, von trüber, oft gesprenkelter, gelblicher oder dunkelpurpurner Farbe, mit oft ekelhaftem Geruch und freiliegendem oder halbverborgenem Honig. Besucher Aas- und Kotfliegen. — b) Kesselfallenblumen, wie die von sehr kleinen Dipteren besuchten Blüten von *Aristolochia clematitis* und die ihre Besucher ebenfalls kurze Zeit gefangenhaltenden Blütenstände von *Arum maculatum*. — c) Klemmfallenblumen. Hierzu gehören die eigentümlichen, sehr kompliziert gebauten Blüten der Asclepiadaceen (s. Fig. 32), welche hauptsächlich von Fliegen besucht werden. Auch die Blüten von *Cypripedium* und *Pinguicula*, deren Bau aber hier nicht erläutert werden kann, wirken als zeitweilige Fliegenfallen, indem in ihnen ganze Fliegen in der Nähe der Antheren eingeklemmt und dabei mit Pollen beladen werden. — d) Täuschblumen, in denen Flüssigkeit vorgetäuscht wird, welche Fliegen zum Besuch anlockt (Staminodien von *Parnassia palustris*, Labellum von *Ophrys muscifera*, Fruchtknoten von *Paris quadrifolius*). — e) Schwebfliegenblumen. Lebhaft gefärbte mit scharf abstechender Mitte gezielte Blumen, an welcher zierliche Schwebfliegen sich ansetzen, welche dabei den Pollen an einer Stelle ihres Leibes abstreifen, die bei dem nächsten Besuch mit der Narbe in Berührung kommt. *Veronica chamaedrys* u. a., *Circaea*.

9. Futterhaar- und Futtergewebe-Blumen. Als Nektarersatz dienen mehrfach Futterhaare, so die Staubblatthaare bei *Verbascum*, die Haare in dem kurzen Sporn von *Pinguicula alpina*, die Eiweiß und Fett enthaltenden Haare in den Blüten tropischer Orchidaceen, wie *Maxillaria*, die Futtergewebe in Form von Schwielen und Warzen bei Arten von *Catasetum*.
10. Kleinkerfblumen. Blüten, welche durch sehr kleine Insekten verschiedener Ordnungen besucht und gekreuzt werden, z. B. die Orchidacee *Herminium monorchis*.

Die neueren Forschungen haben namentlich gezeigt, daß dieselbe Pflanze in verschiedenen Ländern und namentlich unter verschiedenen Breiten nicht von denselben Insekten besucht wird, ferner, daß dieselbe Art an dem einen Ort proterogynisch, an einem anderen proterandrisch, an einem dritten homogam sein kann. Es haben sich mehrere Autoren mit Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse bei den *Saxifraga*-Arten beschäftigt, so Wydler, Engler, H. Müller, Kirchner, Lindner, Ekstam, Günthart, und ich möchte auf die Zusammenfassung dieser Beobachtungen in Pflanzenreich IV. 117, *Saxifragaceae-Saxifraga* (1919), S. 24—28 hinweisen, weil daraus ersichtlich ist, wie verschieden sich dieselbe Art verhalten kann. So ergibt sich, daß zwar im allgemeinen bei der Mehrzahl der Sektionen Proterandrie vorherrscht und hierbei Selbstbestäubung mehrfach ausgeschlossen ist, in einigen Fällen aber noch Autogamie möglich ist, infolge der gegen Ende der Anthese stattfindenden Bewegungen der Staubb. Bei den Sektionen *Kabschia* mit Ausnahme der § *Squarrosae* (*S. caesia* und *squarrosa*) und *Porphyron* herrscht die Proterogynie, doch ist bisweilen auch Homogamie zu beobachten. Besonders stark wechselnd sind die Verhältnisse bei den arktischen Arten (*S. nivalis*, *hieracifolia*, *rivularis*, *caespitosa*, *oppositifolia*). Bei diesen tritt, auch wenn Proterandrie oder Proterogynie häufig ist, daneben Homogamie und Autogamie auf. Dadurch erklärt sich, daß diese Arten oft auch da, wo Insektenbesuch nicht konstant werden konnte, reichlich Früchte tragen. Interessant ist auch, daß in verschiedenen Gruppen, vor allem bei den § *Densifoliatae*, *Hirculoideae*, *Flagellares* und *Hemisphaericarum* der Sektion *Hirculus*, aber auch bei den *Nivali-virginianenses*, den *Stellares*, *Tridactylites*, *Caespitosae* und *Xanthizoon* die Blüten ± Neigung zeigen, eingeschlechtlich zu werden. Das ist aber eine im Pflanzenreich verbreitete Tendenz, welche auf inneren Ursachen beruht.

Günthart nimmt nach seinen Beobachtungen mit H. Müller an, daß wir es bei den Saxifragen mit Blüten zu tun haben, deren Stammeltern noch homogam waren und die auch heute noch nur schwach an ihre Umgebung angepaßt, aber dafür jederzeit imstande sind, unter gewissen äußeren Einflüssen ihre Bestäubungseinrichtungen direkt oder indirekt in zweckmäßiger Weise abzuändern. Er nimmt als wahrscheinlich an, daß die lokalen Unterschiede der Bestäubungseinrichtungen innerhalb derselben Art, ja vielleicht auch die blütenbiologischen Unterschiede der Arten selbst, nicht nur durch natürliche Auslese, wie dies bisher als selbstverständlich angenommen wurde, sondern ebenso sehr oder noch mehr durch direkte Anpassung entstanden sind. — Mir scheint die Annahme, daß überall die Homogamie das Ursprüngliche war, nicht unbedingt notwendig; die Blütenentwicklung bei den meisten Sektionen, außer den meisten beobachteten Arten von *Kabschia*, weist darauf hin, daß die Staubb. als die vor den Carpellern angelegten Organe eher als die Carpelle ihre volle Entwicklung erreichen; ihre Entwicklung bleibt hinter der der Carpelle zurück bei den perigynischen Gattungen und bei einem Teil der epigynischen Saxifragen, bei welchen die Entwicklung der höherstehenden Staubb. wahrscheinlich durch die Ausdehnung des Receptaculums beeinträchtigt wird. Die Hypogynie muß man doch wohl als das Ursprüngliche ansehen und damit auch die damit in Verbindung stehende Proterandrie; die verschiedenen Möglichkeiten der Autogamie dürften sich aber aus den Bewegungen der Staubb. erklären, welche teils durch ihr eigenes Wachstum, teils durch das des Receptaculums bedingt sind.

Neuerdings hat sich auch Goebel in seinem Buch »die Entfaltungsbewegungen« Abschnitt 7 dahin ausgesprochen, daß die Reihenfolge der Verstäubung in den Blüten nicht als eine durch Zuchtwahl erworbene zu betrachten sei; eine biologische Bedeutung für die Pflanze sei nur insofern erkennbar, als die Verteilung der Pollenlieferung auf einen längeren Zeitraum für die Bestäubungssicherung vorteilhaft sei. Auch die Dichogamie stelle nur einen besonderen Fall von Entfaltungsvorgängen innerhalb der Blüte dar, die Proterandrie sei nur eine Art Steigerung der gewöhnlichen, durch die Anlegungsfolge be-

dingten Entfaltungsvorgänge; die Entstehung der Proterogynie sei eine zufällige. Jedenfalls aber sehen wir bei der Dichogamie eine weitgehende Ausnützung eines Entfaltungsvorganges.

In den älteren Darstellungen macht sich vielfach eine stark teleologische Auffassung bemerkbar. So wird nicht selten die ausschließliche Anpassung bestimmter Blumenkonstruktionen an eine engumschriebene Gruppe zugehöriger Bestäuber vorausgesetzt. Die Fälle, in denen eine Pflanze für ihre Fortpflanzung auf einen einzigen bestimmten Bestäuber angewiesen ist, sind äußerst selten; hier ist z.B. an *Ficus carica* (Bestäuber *Blastophaga*) und *Yucca Whipplei* (Bestäuber *Pronuba yuccasella*) zu denken. Auch die ausschließliche Bestäubung der *Aconitum*-Arten durch Hummeln und das gleiche Areal der

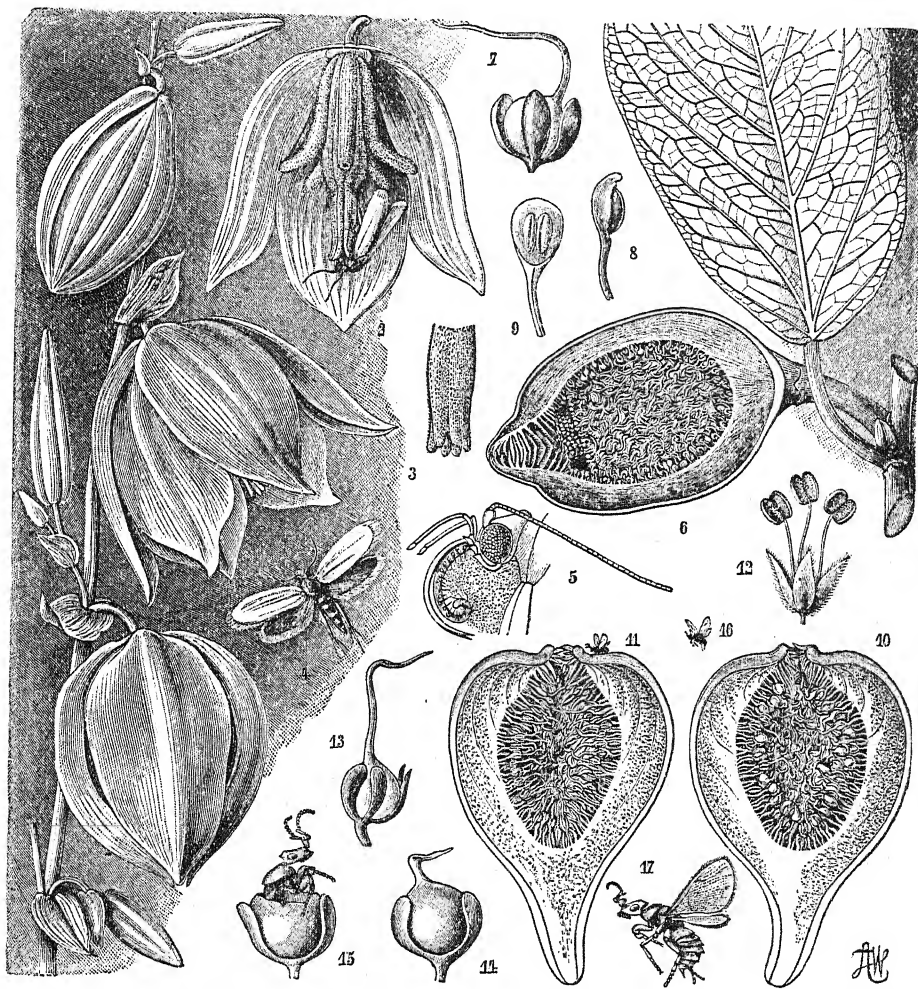


Fig. 81. 1 Zweig von *Yucca Whipplei*; 2 eine angeschnittene Blüte, von *Pronuba yuccasella* besucht; 3 Narbe; 4 *Pronuba*, eine Blüte anfliegend; 5 Kopf des Schmetterlings, mit seinen verlängerten Kiefernastern einen Pollenkumpen haltend, welchen das Insekt, nachdem es seine Eier in den Fruchtknoten gelegt hat, in die Narbe stopft, so die Bestäubung vermittelnd. — 6 Zweig von *Ficus carica*; 7 einzelne Samenblüte aus dem Fruchtknoten; 8 und 9 Staub.; 10 Fruchtknoten von *Ficus carica* L. mit Gallenblüten; 11 Fruchtknoten derselben Pflanze mit Samenblüte; 12 ♂ Blüte, 13 Samenblüte, 14 Gallenblüte derselben Pflanze, kurzgriffelig und daher die Möglichkeit, daß die *Blastophaga* ihre Eier in den Fruchtknoten legt, 15 *Blastophaga grossorum* aus einer Gallenblüte ausschüpfend und Pollen aus den am Rande der Mündung des Receptaculum stehenden ♂ Blüten mit sich nehmend; 16 und 17 das Insekt, in 17 stark vergr. (Nach Kerner.)

Gattungen *Aconitum* und *Bombus* (Hummel), welches Kronfeld nachwies, sind bemerkenswert; aber im übrigen sind die Besucher der meisten Blüten doch recht mannigfaltig. Für die Wertschätzung der Blütenbiologie war nachteilig, daß popularisierende Autoren die an und für sich interessanten Verhältnisse ebenso wie die der insektivoren und der Bewegungserscheinungen zeigenden Pflanzen für enthusiastische und übertriebende Schilderungen ausbeuteten, und daß selbst hochverdiente Forscher wie Hermann Müller in ihrer Begeisterung für die Erscheinungen der Wechselbeziehungen zwischen Tieren und Pflanze bei den ersteren Eigenschaften in der Beurteilung der ihnen entgegneten Pflanzenteile annahmen, mit denen sie selbst dieselben betrachteten. So schreibt H. Müller (in seinem Buch »Alpenblumen« 1881) zwei Schwebefliegen, welche er vor den weißen, rot gesprenkelten Blüten der *Saxifraga rotundifolia* in augenscheinlichem Ergötzen schweben, dann auffliegen und nachher wieder vor den Blüten schweben sah, ein ästhetisches Wohlgefallen zu. Nun hat in neuerer Zeit Hess sich die Aufgabe gestellt, zu erforschen, ob die unserem Auge sich anbietenden Farben von den Insekten in gleicher Art wie von uns wahrgenommen werden könnten, und hierbei gefunden, daß die Bienen in einem physikalischen Merkmal mit farbenblinden Menschen übereinstimmen. Er spricht ihnen das Vermögen, Farben zu unterscheiden, ganz ab; nach ihm wirkt das gesehene Objekt auf ihr Auge nur nach dem Helligkeitsgrad. v. Frisch hat aber durch Versuche nachgewiesen, daß die Bienen keineswegs völlig farbenblind sind, und auch Knoll kommt zu dem Resultat, »daß diese Tiere bestimmte, uns farbig erscheinende Objekte von der verschiedenen grauen Umgebung auf Grund eines eigenen, wenn auch von dem des Menschen vielfach verschiedenen Farbensehens herauszufinden vermögen«. Knoll bemerkt aber noch auf Grund seiner Versuche, daß die Honigbienen und die Wollschweber hinsichtlich der von uns als rein rot und blaugrün bezeichneten Objekte eine andere optische Empfindung besitzen dürften und daß diese beiden Farbengruppen keine anlockende Wirkung auf solche Tiere beim Nahrungssuchen auszuüben vermögen.

XI. Die Befruchtung der Angiospermen*).

Schon im vorigen Absatz wurde darauf hingewiesen, daß die Pollenzellen oder Mikrosporen meist durch Beihilfe von Wind oder Insekten, seltener von anderen Tieren (Kolibris, Honigvögel, mitunter auch Schnecken) auf die Narben anderer Blüten derselben Art gelangen. Nur selten, namentlich bei den sogenannten kleistogamischen Blüten, d. h. Blüten, welche bis zur Befruchtung geschlossen bleiben, gelangt der Pollen

*) Wichtigere Literatur: L. Radlkofer, Die Befruchtung der Phanerogamen, Leipzig 1856. — W. Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phaner., Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. VI (1859). — E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei Phaner., Jena 1884. — M. Treub, Sur les Casuarinées et leur place dans le système nat., Ann. Jard. bot. de Buitenzorg X (1891). — L. Guignard, Etudes sur les phénomènes morphologiques de la fécondation, in Bull. Soc. bot. de Fr. XXXVI (1889) 100—146, mit Taf. II—V; Nouvelles études sur la fécondation, Ann. sc. nat. Bot. 7. sér. XIV (1891) 163—288, Taf. IX—XVIII; Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules végétales, in Compt. rend. des sciences (1891) 539—541; Les découv. récentes sur la fécond. chez les vég. ang., Vol. jubil. de la soc. biol. Paris 1899; Sur les anthérozoids et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes, Rév. gen. de Bot. XI (1899). — P. Guérin, Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phaner., Paris 1904. — S. Nawaschin, Zur Embryobildung der Birke, Bull. de l'Acad. Imp. de St. Pétersb. XIII (1892); Ein neues Beispiel von Chalazogamie, Bot. Zentralbl. LXIII (1895); Über das Verhalten des Pollenschlauchs bei der Ulme, Bull. de l'Acad. Imp. de St. Pétersb. VIII (1898); Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*, Bull. de l'Acad. Imp. etc. IX (1898); Zur Entwicklungsgesch. der Chalazogamen: *Corylus avellana*, Bull. de l'Acad. Imp. etc. X (1899); Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermatkerne, Öst. bot. Zeitschr. 1909. — N. Zinger, Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Infloreszenzen bei Cannabinen, Flora LXXXV (1898) 189—253. — E. Strasburger, Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen; Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung, Jena 1892; Einige Bemerkungen zur Frage der doppelten Befruchtung, Bot. Zeit. 1900. — D. M. Mottier, Contributions to the Embryology of the *Ranunculaceae*, Bot. Gaz. XX (1895); Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung, Jahrb. f. wissenschaft. Bot. XXXI (1898); Fécondation in plants, Washington

auf die Narbe derselben Blüte. Bei solchen, z. B. bei den unterirdischen Blüten der *Cardamine chenopodiifolia* Pers. in Argentinien, kann es vorkommen, daß die Pollenzellen die Antheren gar nicht verlassen, sondern direkt ihre Pollenschläuche in die benachbarte Narbe entsenden. In diesen Fällen führt die sonst von geringem Erfolg begleitete Selbstbefruchtung auch zur Samenbildung.

Wie die Keimung der Mikrosporen und die Entstehung des Pollenschlauches vor sich geht, ist schon oben (S. 31, Fig. 29) angegeben worden, Fig. 82 und 83 erläutern ebenfalls den Vorgang; der auf die Narbe hervorgetretene Schlauch wächst entlang des den Griffel auskleidenden und auch nicht selten in den Fruchtknoten hinein sich erstreckenden, oft bis zu den Nabelsträngen reichenden, papillösen Leitungsgewebes weiter und dringt so schließlich zur Mikropyle vor, wie dies durch die schematische Fig. 82 erläutert wird. Wenn Pollinarien oder überhaupt größere Massen von Pollenkörnern auf der Narbe keimen, dann kann man oft im Griffelkanal sogar mit unbewaffnetem Auge sichtbare Massen von Pollenschläuchen wahrnehmen, z. B. bei den Orchidaceen. Wenn der Pollenschlauch in der Mikropyle nicht direkt auf den Embryosack trifft, so wächst er durch die über demselben liegenden wenigen Zellen hindurch, berührt nun mit seinem Ende die Synergiden und haftet denselben stark an. Über die weiteren Vorgänge siehe unten S. 84.

Das in Fig. 82, 83 dargestellte gewöhnliche Verhalten des Pollenschlauches der Angiospermen, das Vordringen durch die Mikropyle zum Eiapparat wird als Porogamie (Treub) oder als porogame Akrogamie (Longo) bezeichnet. Der Gegensatz (Aporogamie) tritt ein, wenn die Mikropyle verwächst. Erfolgt nun das Eindringen der Pollenschläuche in die Samenanlage von der Spitze derselben her, so spricht man von aporogamer Akrogamie (*Cynomorium* nach Longo, *Ulmus* nach Nawaschin, *Cannabis* und *Humulus* nach Zinger); dringt dagegen der Schlauch von der Chalazaregion zum Eiapparat vor, dann spricht man von Chalazogamie (zuerst von Treub bei *Casuarina* entdeckt) oder von Basigamie (Longo). Dieselbe wird echt genannt (nach Porsch), wenn wie bei *Casuarina*, *Juglans* und *Corylus* der Schlauch am Antipodenende in den Embryosack eindringt; unecht ist die Chalazogamie, wenn der Schlauch an der Seite des Embryosackes entlang von der Chalaza bis zum Eiapparat vordringt. Wird ein Mittelweg eingeschlagen quer durch die Integumente, wie bei *Ulmus* und *Acer negundo*, dann ist der Vorgang Mesogamie. Da die eigentliche Befruchtung (der γάμος) immer erst am Eiapparat vor sich geht, so sind die von Juel vorgeschlagenen Bezeichnungen Akro-, Basi-, Mesotropie korrekter. Wenn der Pollenschlauch nur eine Strecke weit oder auf dem ganzen Wege im Gewebe der Samenanlage vordringt, spricht man auch von Endotropismus. Derselbe findet sich auch bei *Urticaceae*, *Santalaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rosaceae*, *Cucurbitaceae*. Über diese Vorgänge ist noch speziell Folgendes zu bemerken: Da bei *Casuarina* ein Griffelkanal fehlt, so dringt der Pollenschlauch durch den soliden Griffelzylinder und dessen unmittelbare Fortsetzung bis zu dem Gefäßbündel des Fußes hinab. Hier findet er einen stärkeren Widerstand an dem etwas festeren Gewebe und wendet sich, nachdem er einen oder mehrere Arme ausgesendet, derjenigen Stelle zu, wo durch die schlauchartigen Megasporen (s. S. 81) das Gewebe aufgelockert worden ist, steigt nun zwischen diesen oder auch in einer derselben bis zum Eiapparat empor. (Vgl. Fig. 84A, C.) Treub hatte auf Grund dieses Verhaltens und auf Grund der oben (S. 29) geschilderten Entwicklung zahlreicher Makrosporen oder Embryosäcke geglaubt, in den *Casuarinaceae* die Vertreter einer den Gymnospermen besonders nahestehenden Abtei-

1904. — S. Murbeck, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei *Alchemilla arvensis* (L.) Scop. und das Wesen der Chalazogamie, Lunds Univ. Årskr. XXXVI (1901). — K. Shibata, Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa*, Flora XL (1902). — O. Porsch, Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryos und der doppelten Befruchtung (1907). — A. Ernst, Der Befruchtungsvorgang bei den Blütenpflanzen, Mittell. d. naturw. Ges. in Winterthur (1904) S. 200; Zur Phylogenie des Embryos der Angiospermen, Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXVI (1908); Ergebn. neuerer Unters. über den Embryosack, Verh. schweiz. naturf. Ges. (1908), in Handw. d. Naturw. IV (1913). — J. Grimm, Entwicklungsgesch. Unters. an *Rhus* und *Coriaria*, Flora Bd. CIV (1912). — Berridge, The origin of triple fusion, New Phytol. VI (1917). — H. O. Juel, in K. Sv. Vetensk. Handl. LVIII (1918). — G. Tischler, Allg. Pflanzenkaryologie, in Linsbauer, Handb. d. Pflanzenanatomie Bd. II (1922). — R. Wettstein, Handbuch d. system. Bot. 3. Aufl. (1924) 495—507.

lung des Pflanzenreiches, der *Chalazogamae*, sehen zu dürfen. Diese Meinung wurde anfangs nach Entdeckung der überraschenden Tatsachen mehrfach geteilt; aber die weiteren Forschungen von N a w a s c h i n, von Miss Benson und Karsten haben gezeigt, daß die

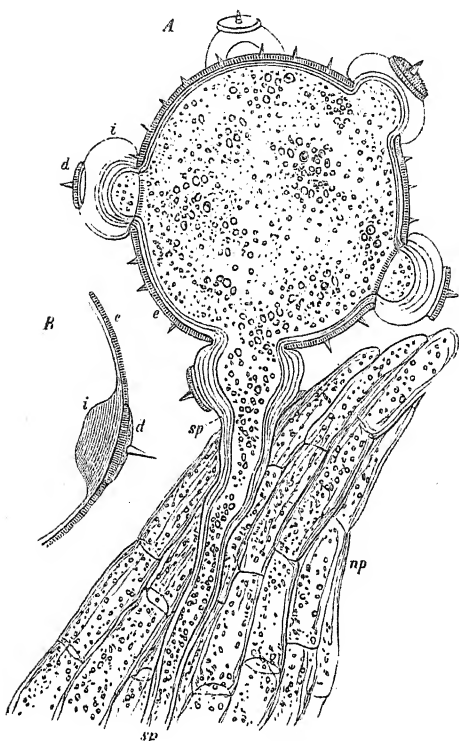


Fig. 82. A ein auf dem Narbenlappen *np* keimendes Pollenkorn (♂ Keimzelle, Mikrospore) im Durchschnitt gesehen. Nur die zum Pollenschlauch, Siphon, auswachsende Zelle ist sichtbar. Die äußere Pollenhaut (Exine) hat eine Anzahl runder Löcher, welche mit den Deckeln *d* geschlossen sind; die innere Pollenhaut *i* (Intine), unterhalb der Deckel sehr dick, quillt aus den Löchern hervor und stößt dabei die Deckel weg; einer dieser ausquellenden Wülste der Intine wächst bei *sp* als Pollenschlauch in das Narbengewebe. — B ein Stück der Pollenhaut: *i* die Intine, *e* die Exine, *d* ein Deckel. — So bei *Cucurbita pepo* L., dem Kürbis; die Deckel finden sich sonst nicht allgemein. (Nach Sachs.)

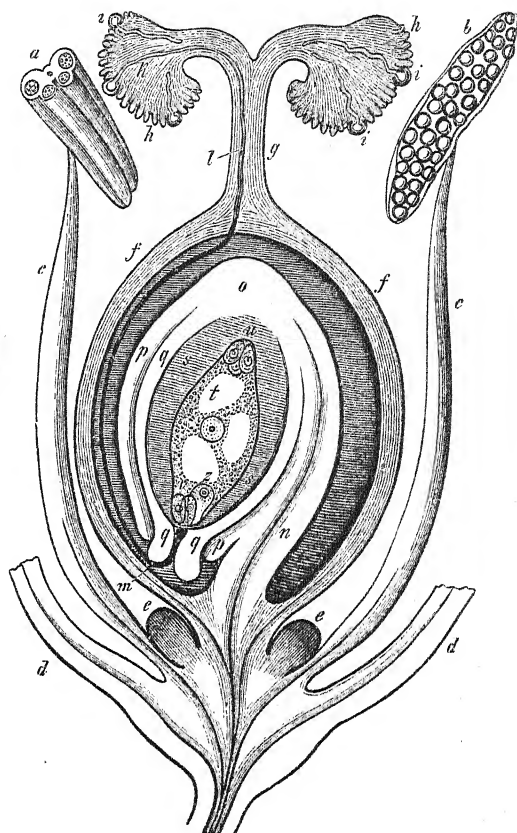


Fig. 83. Schema einer einfach gebauten Angiospermenblüte im Längsdurchschnitt. *a* Querschnitt einer Anthere vor ihrem Aufspringen; *b* eine der Länge nach aufgesprungene Anthere mit Pollen oder Mikrosporen; *c* Staubfaden; *d* Basis der Blütenhülle; *e* Wucherungen der Blütenachse, welche zu Nektar ausscheidenden Organen, Nektarien, werden; *f* Wand des Fruchtknotens; *g* Griffel desselben; *h* Narbe; *i* keimende Pollenkörner (♂ Keimzellen oder Mikrosporen), aus denen die Schlauchzelle (Siphon) hervortritt; *k, l, m* ein Pollenschlauch bis in die Mikropyle der Samenanlage vorgedrungen; *n* Nabelstrang oder Funiculus der Samenanlage; *o* Basis derselben oder Chalaza; *p* äußeres, *q* inneres Integument; *s* Nucellus der Samenanlage; *t* Raum des Embryosackes oder der geklumpten Megaspore; *u* Basaltell mit den Gegenfüßlerinnen oder Antipoden; *v* Gehilfinnen oder Synergiden; *z* Eizelle. (Nach Sachs.)

Chalazogamie auch anderweitig und zwar im Verein mit der gewöhnlichen Entwicklung nur eines Embryosackes vorkommt. Bei *Juglans* dringt der Pollenschlauch von der Narbe in das Gewebe der Griffel ein, wächst am Griffelkanal hinab, dringt in den Scheitel der Plazenta ein (Fig. 85 A) und steigt von dort aus durch die Chalaza im Nucellus der Samenanlage mit zahlreichen Auszweigungen bis zum Embryosack hinauf, mit diesen Auszwei-

gungen den Embryosack umfassend. Bei *Alnus* (Fig. 85 B), *Betula* (Fig. 85 C, D) und *Corylus* wächst auch der Pollenschlauch intercellulär im Gewebe der Carpellränder in den oberen Teil der Plazenta hinein, durch das Gewebe der letzteren zum Funiculus und durch die Chalaza in den Nucellus; er erreicht den Gipfel des Embryosackes, während im letzteren noch die Kernteilung vor sich geht. Nach der Ausbildung des Eiapparates bildet der Pollenschlauch eine Anzahl langer Fortsätze, welche den Embryosack nicht selten vom

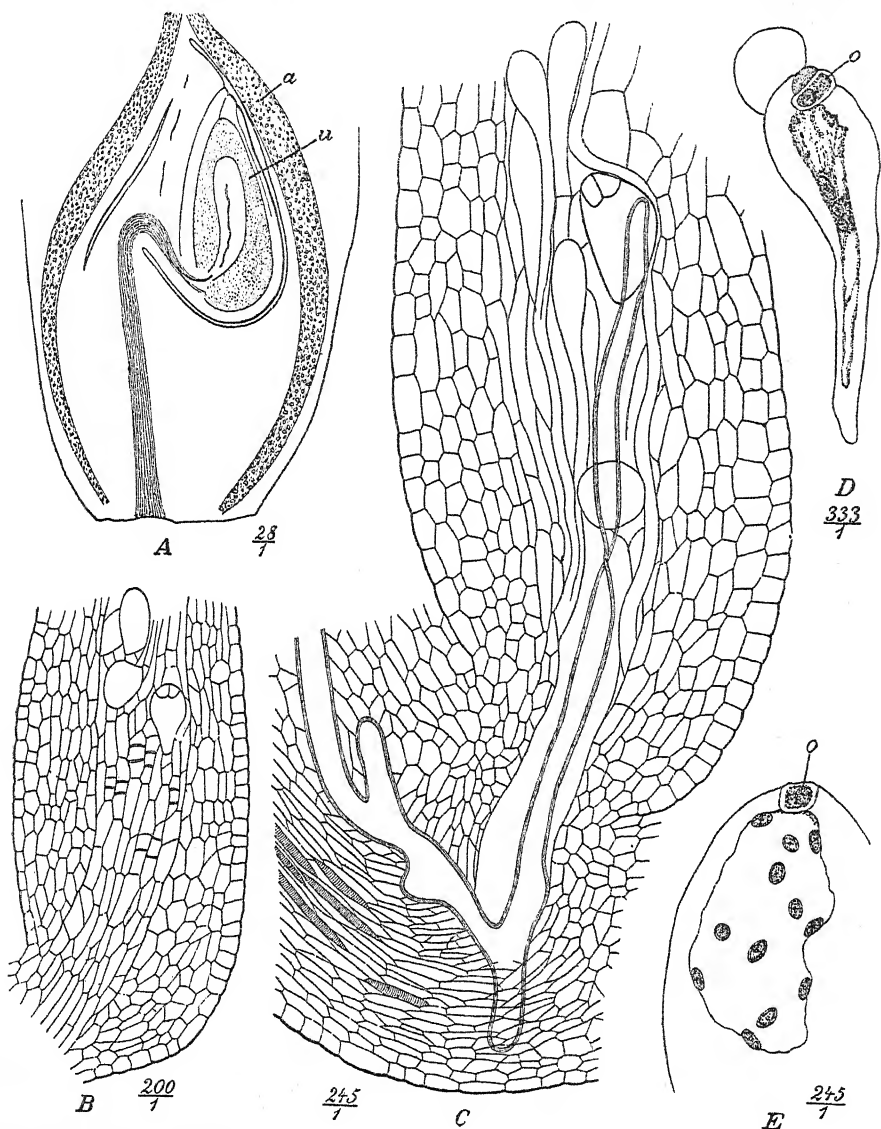


Fig. 84. *Casuarina suberosa* Otto et Dietr. A Schnitt durch den Fruchtknoten, a Kristallführende Schicht der Wandung des Fruchtknotens, n Nucellus, in der Mitte desselben das sporogene, mehrere Embryosäcke enthaltende Gewebe, an welches der mit einzelnen Unterbrechungen sichtbare Pollenschlauch herantritt; B Unterer Teil eines Längsschnittes durch einen Nucellus, das sporogene Gewebe zeigend; 3 Megasporen sind sichtbar; C Teil eines Längsschnittes durch die Samenanlage, in welcher der Pollenschlauch von der Chalaza zu den Megasporen aufsteigt und sich an eine solche anlegt; von den beiden Zellen in der Megaspore ist die links liegende die Eizelle; D Embryosack an einer sterilen Megaspore anliegend, o die Eizelle, außerdem 3 Zellkerne im Protoplasma des Nährgewebes; E Embryosack oder gekeimte Megaspore mit Eizelle und 12 Zellkernen des Nährgewebes. (Nach Treub.)

Gipfel bis zur Basis umfassen. Bei *Ulmus* drängt sich der Pollenschlauch durch das Gewebe des kurzen Griffels hindurch, steigt im Inneren des Funiculus bis auf die halbe Höhe der Samenanlage hinab, wendet sich dem Scheitel des Nucellus zu und erreicht denselben nach Durchbohrung der beiden Integumente. Ähnliche Verhältnisse wie bei *Ulmus* haben Zinger bei den Cannaboideen *Cannabis* und *Humulus* und nach Angabe Nawaschins (Botan. Centralbl. Bd. LXIII [1895] 355) E. Aschkenasé bei einigen *Plantago*-Arten beobachtet. Wieder anders verhält sich der befruchtende Pollenschlauch bei der nicht apogamen *Alchimilla* (*Aphanes*) *arvensis* (L.) Scop., bei der wie auch bei den anderen, den apogamen Arten, keine Mikropyle vorhanden ist. Hier wächst (nach den Beobachtungen von Murbeck [1901]) der Pollenschlauch nie in die Fruchtknotenhöhle hinein, sondern dringt, nachdem er von der Narbe durch den Griffel, die Plazenta und den kurzen Funiculus bis zur Chalaza gelangt ist, durch das Integument aufwärts bis zur Scheitelregion des Nucellus und biegt, wenn er sich etwa in gleicher Höhe mit dem Scheitel des Nucellus befindet, oder auch schon vorher, fast rechtwinkelig gegen diesen hinein und dringt schließlich mit seinem keulenförmig angeschwollenen Ende in den Embryosack vor. Von beson-

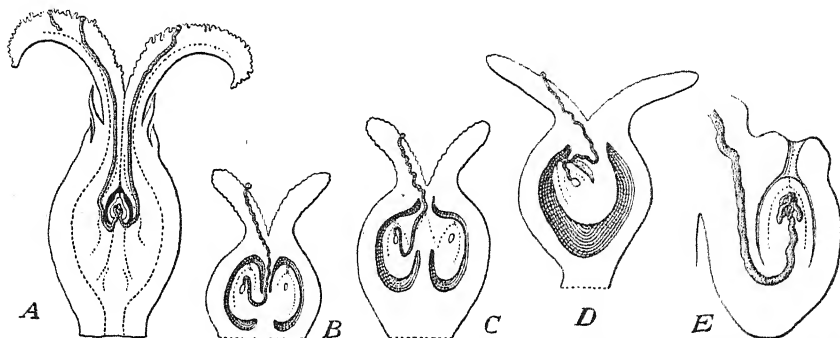


Fig. 85. Schematische Darstellungen des Verlaufs des Pollenschlauches bei Apogamie. A *Juglans regia* (nach Karsten). B *Alnus*, C *Betula*, E dieselbe bei stärkerer Vergrößerung die zahlreichen Auszweigungen des Pollenschlauches zeigend, welche den Embryosack umhüllen, D *Ulmus*. (B, C und E nach Nawaschin; D nach Wettstein.)

derem Interesse und meiner Meinung nach das Wesen und die Bedeutung der bei ihrer ersten Entdeckung so viel Aufsehen erregenden Chalazogamie ins rechte Licht setzend sind die Äußerungen Murbecks hierüber. Daß die Chalazogamie nicht die systematische Bedeutung hat, die man ihr anfangs zugeschrieben hatte, wurde bei jeder weiteren Entdeckung dieses Vorganges in Familien von sehr verschiedener systematischer Stellung immer klarer, ebenso, daß die Porogamie die ursprüngliche Befruchtungseinrichtung der Angiospermen ist, die Apogamie eine spätere. Als gemeinsame Eigentümlichkeit aller aporogamen Befruchtungsvorgänge tritt der interzelluläre Wachstumsmodus des Pollenschlauches hervor, sein Fernbleiben von der Höhlung des Fruchtknotens.

In den besprochenen Fällen zeigt sich das Bestreben des Pollenschlauches, zum Eiapparat vorzudringen; aber es gibt bei den Angiospermen auch einzelne Arten und Familien, bei denen der Embryosack dem Pollenschlauch entgegenwächst. Bei der Scrophulariacee *Torenia asiatica* L. wächst der Embryosack aus der Mikropyle der Samenanlage hervor, so daß das bauchig angeschwollene, vorn spitze Ende des Embryosackes, welcher die Synergiden und die Eizelle enthält, ohne weiteres dem Pollenschlauch zugänglich ist (Fig. 86 A). Gesteigert finden wir dieses Verhalten bei den *Santalaceae*. (Vgl. Fig. 86 B—D.) Unter den *Loranthaceae* schließen sich die *Phoradendreae* teilweise an die *Santalaceae* an, indem (bei den Gattungen *Korthalsella*, *Phoradendron*, *Dendrophthora*, *Ginallia*) ein U-förmiger Embryosack entwickelt wird, welcher direkt aus der Plazenta in die Wandung des Fruchtknotens eintritt. Ein Integument kommt hier gar nicht zur Entwicklung, und nur der gebogene Embryosack hebt sich teilweise von der Plazenta ab, welche die Elemente der Samenanlage gewissermaßen enthält, ohne sie scharf auszugliedern.

Bei *Viscum* steigen die Embryosäcke aus dem basalen Teil der Fruchtblätter, bisweilen mit leichter Krümmung von unten aufwärts; hier wie bei den vorhergenannten Gattungen

entspricht die Lage des Befruchtungsapparates ganz der normalen, desgleichen auch bei *Loranthus*, bei welchem ebenfalls die Embryosäcke in einer basilären Plazenta entstehen und in der Carpellarwand sogar bis in den Griffelkanal hinaufwachsen. Bei anderen Loranthaceen dagegen, welche eine zentrale ± konvexe Plazenta besitzen, wie *Arceutho-*

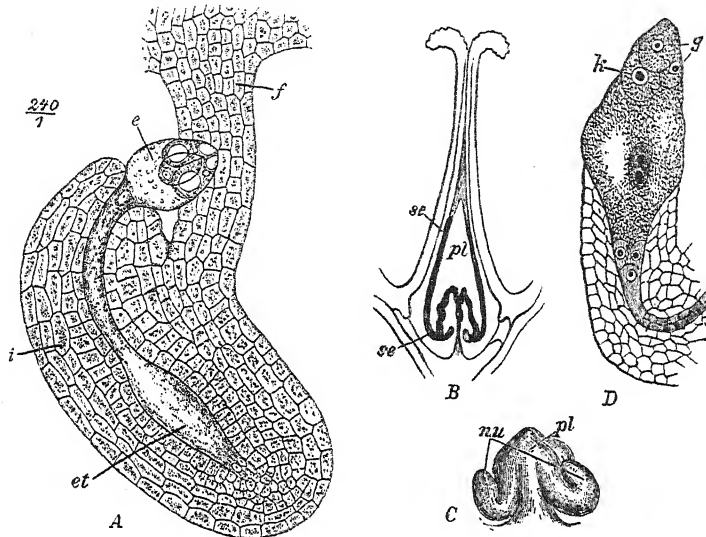


Fig. 86. A *Torenia asiatica* L., eine Samenanlage, *f* der Funiculus, *i* das Integument, *e* der freie Embryosackscheitel, *et* dessen im Innern der Samenanlage erweiterter Teil. — B *Santalum album* L., Längsschnitt durch den Fruchtknoten, *pl* Plazenta mit 2 Samenanlagen, in der Richtung links ist der Embryosack *se* auf der einen Seite aus der Mikropyle herausgetreten und nach oben in der Richtung zur Narbe umgebogen, auf der anderen Seite tief in den Kern der Samenanlage und nach unten umbiegend in die Plazenta selbst eingedrungen; bei der Samenanlage rechts ist nur der hintere Teil des Embryosackes sichtbar (11/1). — C, D *Ostrya alba* L. C isolierte Plazenta *pl* mit den Samenanlagen *nu* (50/1); D Samenanlage noch unbefruchtet; der Embryosack ragt bereits aus der Mikropyle weit hervor; *g* Gehilfinnen, *k* Eizelle, in der Mitte des Embryosackes sieht man die Kopulation der Kerne derselben, im hinteren, nach unten gerichteten Teil desselben die Antipodenzellen (210/1).

bium, *Elytranthe*, *Nuytsia*, sieht man die Embryosäcke (auf jedes Fruchtblatt kommt einer vor demselben) sich in dem Plazentarhöcker weiter entwickeln; bei *Arceuthobium* verbleiben die Embryosäcke ganz in dem Plazentarhöcker und der Eiapparat entwickelt sich in dem dem Scheitel des Plazentarhöckers zugewendeten Ende; bei *Elytranthe* und *Nuytsia* aber wachsen die Embryosäcke bis an den Scheitel des stark verlängerten Plazentarhöckers; auch hier entsteht der Eiapparat in dem nach oben wachsenden basalen Ende.

Van Tieghem bezeichnet dieses Verhalten als Basigamie, im Gegensatz zu der sonst so verbreiteten Acrogamie (Van Tieghem, Acrogamie et basigamie, in Journal de botanique IX [1895] 465—469; Quelques conclusions d'un travail sur les Loranthinées, in Bull. de la soc. de botanique de Fr. XLIII [1896] 241—256). Es ist wohl zu beachten, daß diese Verschiedenheit in einer und derselben Familie vorkommt und darum nicht von weitgehender systematischer Bedeutung ist.

Am Schluß des Abschnittes VI über das Andrözeum war die Entstehung zweier Zellen im Pollen und die Entstehung zweier generativer Kerne in der kleineren generativen Zelle geschildert worden. Von Nawaschin wurde beobachtet, daß in den Eiapparat von *Juglans nigra* die beiden generativen Kerne zusammen vorgedrungen waren (Fig. 87). Normal dringen sie, wie Fig. 88 zeigt, nacheinander

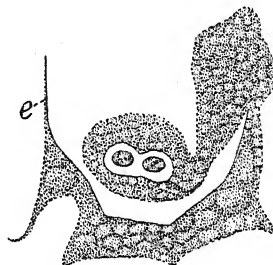


Fig. 87. *Juglans nigra* L. Teil des Embryosackes vor der Befruchtung im Längsschnitt. Zweikernige generative Zelle neben der Eizelle *e*. (Nach Nawaschin.)

vor. Dieser wichtige Vorgang wurde zuerst von Guignard bei *Lilium martagon* ausführlich geschildert und abgebildet, nachher auch von Strasburger und anderen. Nawaschin und Finn haben in ihren wichtigen Abhandlungen: Zur Entwick-

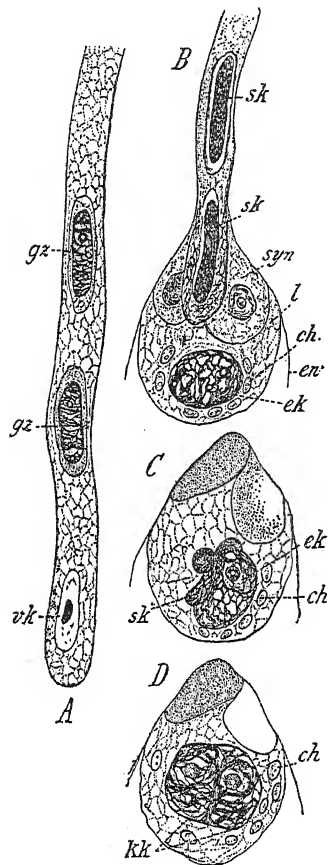


Fig. 88. Befruchtungsvorgang bei einer siphonogamen angiospermen Pflanze, etwas schematisiert. A Ende des Pollenschlauches, in ihm die generativen Zellen (gz), welche je einen Spermakern enthalten, vk der vegetative Zellkern, der schließlich aufgelöst wird. B-Eizellen in aufeinanderfolgenden Stadien der Befruchtung. B-D, bei B die in die Eizelle eindringende generative Zelle, mit Spermakern sk; syn die in Rückbildung begriffenen Synergiden; ew Embryosackwandung. In C Vereinigung von Spermakern sk und Eikern ek. D der Eikern kk nach vollzogener Vereinigung mit dem Spermakern, ch die Anlagen der Chromatophoren (550/1). (Nach Strasburger.)

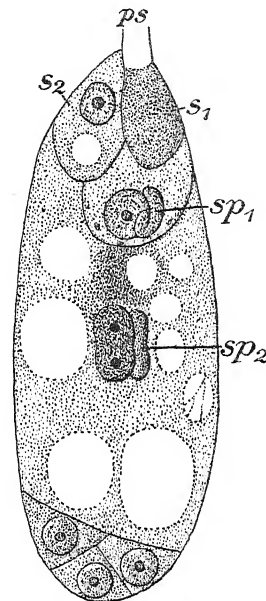


Fig. 89. Doppelbefruchtung von *Lilium martagon* L. ps Pollenschlauch, s¹, s² Synergiden, sp¹, sp² Spermkerne. (Nach Nawaschin.)

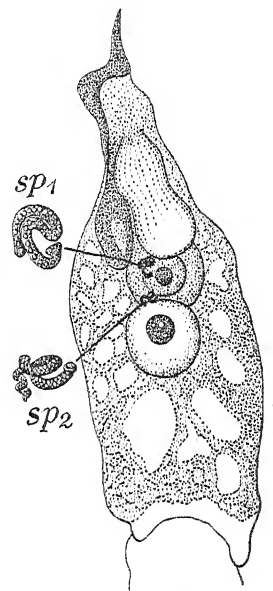


Fig. 90. Doppelbefruchtung von *Helianthus annuus* L. sp¹, sp² Spermkerne (daneben stärker vergrößert). (Nach Nawaschin.)

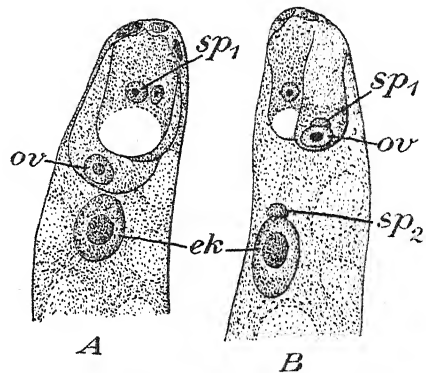


Fig. 91. Doppelbefruchtung von *Lepidium sativum* L. A vor der Vereinigung der Spermkerne mit der Eizelle und dem sekundären Embryosackkern. B Doppelbefruchtung, ov Kern der Eizelle, ek sekundärer Embryosackkern, sp¹, sp² Spermkerne. (Nach Guignard.)

lungsgeschichte der Chalazogamen; *Juglans regia* und *Juglans nigra* (Mém. Soc. Nat. Kieff XXII [1912] Livr. 3—4 Russisch mit deutschem Résumé und Mém. de l'Acad. impériale des sciences de St. Pétersb. VIII. Sér. Vol. XXXI Nr. 9 [1913]), in den Abschnitten 3 (Befruchtungsvorgang) und 4 (die Reduktion des männlichen Cytoplasmas bei den Samenpflanzen) die Entstehung und das Verhalten der Spermkerne sehr gründlich behandelt.

Wir finden da S. 18 folgende bemerkenswerten Sätze: »Während bei den höheren Angiospermen nur ein Paar Spermatkerne in den Embryosack eindringt, gelangen in dieses Organ bei der Gattung *Juglans* mehrere (es sind wenigstens 2—3; Engler) generative zweikernige Zellen. Die Kerne der letzteren Gebilde bedürfen darauf wahrscheinlich einer Umgestaltung, ehe sie befruchtungsfähige Spermatkerne werden. Darum eben erweist sich der betreffende Zustand bei den *Juglans*-Arten, im Vergleich mit anderen Angiospermen, bedeutend verlangsamt. Das allgemeine Schema der Angiospermen dürfte wohl als eine zweckmäßige Modifikation eines ursprünglicheren Zustandes angesehen werden, entstanden nach Fortschaffung von allem, was überflüssig oder überzählig war: so die Beteiligung nur einer Synergide sowohl, wie eines einzigen Paares Spermatkerne in der Befruchtung. Von diesem Standpunkt aus, glauben wir, die Gattung *Juglans*, auch in Bezug auf die Abweichungen vom Schema des Befruchtungsvorgangs, als einen Typus primitiven Charakters ansehen zu dürfen.«

Die beiden Autoren legen besonderes Gewicht darauf, daß bei mehreren jetzt lebenden Gymnospermen die zweikernigen generativen Zellen ihr Cytoplasma bis zum Befruchtungsprozeß, bis zum Eindringen in den Embryosack, in einzelnen Fällen bis zum Eindringen in die Eizelle (*Pinus strobus* [nach Ferguson¹⁾], *Picea excelsa* und *Abies balsamea* [nach Miyake²⁾]) behalten. Ferguson hat bei *Pinus strobus* sogar beobachtet, daß, nachdem der Pollenschlauch seinen Inhalt entleert hat, man im oberen Teil der Eizelle die Spermatkerne, welche noch immer von einer gemeinsamen Protoplasma-masse umgeben sind, den vegetativen Kern, die Stielzelle, einen Teil des Pollenschlauchcytoplasmas und einige Stärkekörner aus dem männlichen Gametophyten deutlich unterscheiden kann. Die lange Erhaltung des männlichen Cytoplasmas bei den *Juglans*-Arten wird von den beiden Autoren als ein altes, von ihren Gymnospermenvorfahren überliefertes Merkmal angesehen.

So sehr Chalazogamie und zweikernige generative Zellen mit Cytoplasma für ein hohes Alter der Juglandaceen sprechen mögen, so ist doch andererseits zu beachten, daß solche zweikernige generative Zellen noch bei einigen Angiospermen von sehr verschiedener systematischer Stellung beobachtet worden sind, allerdings sehr wenigen im Verhältnis zu der großen Zahl von Untersuchungen über die Entstehung der Spermatkerne. So fehlen Angaben über die Entstehung einer Zellplatte vor der Entstehung der männlichen Zellen nach Finn in den Schriften von Sawyer³⁾, F. Herrig⁴⁾, P. Schürhoff⁵⁾, L. W. Sharp⁶⁾, G. Tischler⁷⁾. Nawaschin und Finn geben in ihrer 1913 erschienenen Abhandlung an, daß, wie es scheint, zweikernige generative Zellen vorkommen bei *Ulmus americana* nach Shattuck⁸⁾, *Elodea canadensis* nach R. B. Wylie⁹⁾, bei *Ruppia* nach Murbeck¹⁰⁾ und Graves¹¹⁾, bei *Potamogeton foliosus* nach Wiegand¹²⁾. Zu berücksichtigen ist, daß bei keiner dieser Angiospermen zweikernige generative Zellen in den Embryosäcken beobachtet wurden, wie dies bei *Juglans* der Fall war. Neuerdings wurden zweikernige generative Zellen bei *Vallisneria* von Wylie⁹⁾ festgestellt. Endlich hat, nachdem schon früher T. C. Frye¹³⁾ und C. S. Gager¹⁴⁾ sich mit Untersuchungen des Pollens von *Asclepias* befaßt hatten, W. W. Finn¹⁵⁾ bei *Asclepias Cornuti* zweikernige generative Zellen mit männlichen Cytoplasma nachgewiesen, welche nach ihrem Eindringen in den Embryosack ihr Cytoplasma noch unverändert behalten.

Anmerkung über Literatur: ¹⁾ Ferguson, The development of the pollen tube and the division of the generative nucleus in certain species of pines, in Ann. Botany XV (1901) 193—223, (1901) 435—479, pl. XXIII—XXV. — ²⁾ Miyake, On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa*, Ann. Botany XVII (1903) 351—372. — ³⁾ M. L. Sawyer, Pollen tube and spermatogenesis in *Iris*, Bot. Gaz. LXIV (1917) 159—176. — ⁴⁾ F. Herrig, Über Spermatzellen im Pollenschlauch der Angiospermen, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXXVII (1919) 450—453. — ⁵⁾ P. Schürhoff, Über die Teilung des generativen Kernes vor der Keimung des Pollenkorns, Archiv f. Zellforschung XV (1919). — ⁶⁾ L. W. Sharp, An introduction to cytology, New York 1921. — ⁷⁾ G. Tischler, Allgemeine Pflanzenkaryologie, Berlin 1921—22. — ⁸⁾ Ch. H. Shattuck, A morphological study of *Ulmus americana*, in Bot. Gazette XL (1905). — ⁹⁾ R. B. Wylie, The morphology of *Elodea canadensis*, in Bot. Gazette XXXVII (1904). — ¹⁰⁾ S. Murbeck, Über die Embryologie von *Ruppia rostellata*, in K. Svenska Vet. Akad. Handlingar XXXVI (1902) Nr. 5. — ¹¹⁾ A. H. Graves, The morphology of *Ruppia maritima*, in Transact. Connecticut Acad. XIV (1908). — ¹²⁾ K. M. Wiegand, The development of the microsporangium and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*, in Bot. Gazette XXVIII (1899). — ¹³⁾ T. C. Frye, A morphological study of certain Asclepiadaceae, in Bot. Gazette XXXIV (1902) 389—413. — ¹⁴⁾ C. S. Gager, The development of the pollinium and sperm-cells in *Asclepias Cornuti*, Ann. Botany XVI (1902)

123—148. — ¹⁵⁾ W. W. Finn, Male cells in Angiosperms. I. Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias Cornuti*, in Bot. Gazette LXXX (1925) 1. Sept.

Die beiden generativen Kerne (Gameten) in dem Pollenschlauch dringen gegen dessen Ende vor. Hat der Pollenschlauch die Synergiden erreicht, so wandert sein Inhalt in eine derselben hinüber; während diese Synergide abstirbt, dringt der eine der beiden Spermakerne in die Eizelle ein, vergrößert sich bisweilen, und es erfolgt dann zunächst die Vereinigung dieses einen Spermakerns mit dem Kern der Eizelle, welche nun befruchtet ist und sich mit einer Zellulosemembran umgibt. Da der Spermakern und der Eikern infolge der ihrer Bildung vorangegangenen Reduktionsteilung nur die einfache Zahl von Chromosomen, enthielten, also haploid waren, so entsteht bei ihrer Vereinigung ein diploider Kern mit der doppelten Zahl der Chromosomen. Besonders auffallend ist aber das von Nawaschin entdeckte Verhalten des zweiten Spermakerns (Nawaschin, Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*, Bull. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg IX [1898]. Über die selbständigen Bewegungen der Spermakerne, in Öst. Bot. Zeitschr. 1909). Dieser bewegt sich an der Eizelle vorbei nach dem sekundären Embryosackkern und vereinigt sich mit demselben zum Embryosackkern. Beide Spermakerne haben bisweilen gewundene pfropfenzieherartige Form und selbständige Bewegung. Der Embryosackkern wird, wie im folgenden Kapitel geschildert wird, zum Ausgangspunkt des Endosperms und ergänzt das vorher bis zur Bildung der Antipoden und des Eiapparates gelangte Prothallium.

Von dem als typisch angesehenen Verhalten der Endospermbeefruchtung gibt es nach A. Ernst mancherlei Ausnahmen. Der Spermakern vereinigt sich nicht erst mit dem durch Verschmelzung beider Polkerne entstandenen sekundären Embryosackkern, sondern mit den beiden erst in Verschmelzung begriffenen (*Paris quadrifolius*) oder einem derselben. Die Verschmelzung der Polkerne unter sich, wie diejenige mit dem Spermakern kann am Eiende, in der Mitte des Embryosacks oder an seinem Antipodenende erfolgen. Vor der ersten Teilung nimmt der mit dem Spermakern vereinte (»befruchtete«) Embryosackkern gewöhnlich in der Nähe des Eiapparates Aufstellung. Für einige Beispiele ist auch gezeigt worden, daß von den beiden Polkernen vor oder während der Vereinigung der eine degeneriert und nur der andere mit dem Spermakern den sekundären Embryosackkern bildet. Auch wenn Befruchtung der Polkerne durch die Spermakerne ausbleibt, kann der sekundäre Embryosackkern oder der obere Polkern für sich allein in die Entwicklung des Endosperms eintreten.

Der Eiapparat verhält sich zwar gewöhnlich so, daß 1.) die Eizelle etwas größer als die Synergiden und mehr gegen das Innere des Embryosacks vorgeschoben ist; aber Eizelle und Synergiden sind auch gleich groß und zeigen gleiche Lagerung von Kern und Plasma — oder 2.) die Synergiden sind befruchtungsfähig — oder 3.) die Synergidenzellen werden nicht ausgebildet und ihre Kerne liegen frei neben der Eizelle im Plasma des Embryosacks. Was die Antipoden betrifft, so können 1.) 3 Zellen so gelagert sein, wie gewöhnlich die 3 Zellen des Eiapparates (*Myosurus*), was Porsch (Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosacks und der doppelten Befruchtung der Angiospermen, Jena 1907) Veranlassung gegeben hat, die Antipoden ebenso wie die Synergiden als ein Archegonium anzusehen — oder 2.) die 3 Antipodenzellen sind gleich groß und nebeneinander gelagert (*Ranunculus lingua*) — oder 3.) in einem engen Embryosack liegen die Antipodenzellen übereinander (*Actaea cimicifuga*) — oder 4.) sie sind klein und degenerieren frühzeitig (*Paris quadrifolius*) — oder 5.) die Antipodenzellen werden nicht ausgebildet, die Kerne des unteren Embryosackendes, mit Ausnahme der unteren Polkerne, werden aufgelöst oder zerfallen vorher in eine Anzahl Stücke (*Tulipa Gesneriana*) — oder 6.) die Antipoden vergrößern sich nach der Befruchtung beträchtlich, ihre vergrößerten Kerne teilen sich mitotisch oder amitotisch (*Aconitum napellus*, *Clematis orientalis*, *Anemone hepatica*) — oder 7.) nach den Teilungen der Antipodenkerne erfolgen Zellteilungen, so daß 50—100 Antipodenzellen das untere Ende des Embryosacks erfüllen (so bei Vertretern der Gramineen, Araceen und Sparganiaceen); auch bei *Anemone*, *Trautvetteria*, bei Asclepiadaceen, Gentianaceen, Rubiaceen und Compositen (*Senecio*, *Conyza*, *Aster*, *Antennaria*) tritt sekundäre Vermehrung der Antipodenzellen ein. — Nach Ernst (Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen, in Verhandl. der schweiz. naturforsch. Gesellsch. 91. Jahres-Versamml., Glarus 1908), dem diese Angaben entnommen sind, erfolgt die Kern- oder Zellvermehrung am Antipodenende erst,

nachdem vorher im achtkernigen Stadium des Embryosacks der Vorgang der freien Kernbildung unterbrochen und Zellbildung um 6 oder 8 Kerne erfolgt war. Vgl. auch W. Westermaier, Zur Embryologie der Pflanzenorgane, insbesondere über die sogenannten Antipoden, in Nova Acta der Leop. Carol. Akad. d. Naturforscher LVII (1890) 1—39, Taf. I—III.

XII. Entwicklung des Embryos und des Nährgewebes, sowie der Samenschale als Folge der Befruchtung.

Wie bei den Gymnospermen, vergeht auch bei den Angiospermen häufig längere Zeit zwischen dem Befruchtungsakt und der durch denselben hervorgerufenen Entwicklung des Embryos, mehrere Tage bis zu fast einem Jahre. Wir lassen nun hier noch einige, auch sonst mehrfach reproduzierte Figuren folgen, welche die Embryoentwicklung der Monokotyledonen und Dikotyledonen darstellen, wie sie zuerst von Hanstein*) genauer ermittelt und von anderen Beobachtern größtenteils bestätigt wurde.

Die Art der Entwicklung ist keineswegs dieselbe bei allen Monokotyledonen. In dem hier geschilderten Fall erscheint der K o t y l e d o n oder das Keimblatt als ein terminales Blatt; in anderen Fällen aber, so bei einzelnen *Dioscoreaceae* und *Commelinaceae* beobachtete Graf H. zu Solms-Laubach, daß der Vegetationspunkt ursprünglich das Ende des Embryos einnimmt und erst später durch den unterhalb oder seitlich davon entstehenden Kotyledon in eine seitenständige Lage gerückt wird, wie diese in Fig. 92 IX—XI zum Ausdruck kommt.

Nach dem Erscheinen der Abhandlung von Solms-Laubach, in welcher die Entwicklung des Kotyledon von *Dioscorea* besprochen wird, haben sich noch mehrere Autoren mit demselben Gegenstand beschäftigt, Queva (1894), Schlickum (1896), Lindinger (1910), namentlich aber K. Süssenguth, der außer den Resultaten eigener Untersuchungen auch die Ansichten der genannten Autoren und die schon 1870, vor Solms-Laubach veröffentlichte Beccari's bespricht; er ist der Meinung: »daß der Kotyledon der Dioscoreaceen aequivalent ist zwei einseitig verschobenen und marginal verwachsenen Samenlappen«. Diese Annahme der Synkotylie dehnt er auch auf die Taccaceen und Commelinaceen aus. (Über die Synkotylie bei Dikotyledonen s. S. 90.) Dieser Hypothese vermag ich mich nicht anzuschließen.

Physiologisch wirkt bei den mit Nährgewebe versehenen Monokotylen der Teil des Kotyledons, welcher von demselben umgeben ist, als Saugorgan bei dessen Keimung. (Vgl. Ebeling, Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen, Flora LXVIII [1885] 179—202, und A. Tschirch, Die Saugorgane der Scitamineen-Samen, in Sitzber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1890, 131—140; ferner: Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben, in Annales du Jard. bot.

*) Wichtigere Literatur über Embryonen, insbesondere der Monokotyledonen: Dutrochet, Observations sur les embryons végétaux, in Nouv. Ann. du Mus. d'hist. nat. Paris IV (1835) 169—188, tab. 20—21. — O. Beccari, Nota sull'embrione delle Dioscoreacee, in Nuovo Giorn. bot. ital. I (1870) 13, tab. 31, II (1870) 149—155, tab. IV. — J. Hanstein, Entwicklung des Keimes der Monoc. u. Dicot., Bot. Abhandl. I (1870). — F. Hegelmaier, Zur Entwicklungsgeschichte monok. Keime, Botan. Zeit. 1874; Vergleichende Untersuch. über Entwickl. dikotyl. Keime, Bot. Zeit. 1878. — H. Graf zu Solms-Laubach, Über monokot. Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt, Bot. Zeit. 1878. — A. Famintzin, Embryologische Studien, Mém. Acad. St. Pétersb. XXVI (1879). — L. Guignard, Recherches d'embryogénie végétale comp. I, Ann. sc. nat. 6. sér. XII (1881). — M. Treub, Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule, I—V. Ann. Jard. Bot. Buitenz. III et IV (1883, 1884). — J. H. Schaffner, Embryosac of *Alisma plantago*, Bot. Gaz. XXI (1896), Contrib. to the Life Hist. of Sagittaria, Bot. Gaz. XXIII (1897). — S. Murbeck, Über die Embryologie von *Ruppia rostellata*, Svensk Akad. Handl. XXXVI (1902). — E. Strasburger, Ein Beitr. z. Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogen. Erörterung, Jahrb. f. wissenschaft. Bot. XXXVII (1902). — R. Schmid, Beitr. zur Embryo-Entwicklung einiger Dicot., Botan. Zeit. LX (1902). — H. L. Lyon, The embryo of the Angiosp., Amer. Natur. XXXIX (1905). — J. M. Coulter and Ch. J. Chamberlain, Morphol. of Angiosperms (1905). — D. M. Mottier, The embryol. of some anomal. Dicotyled., Ann. of bot. XIX (1905). — K. Süssenguth, Beitr. zur Frage des system. Anschlusses der Monokotylen, Beihefte z. bot. Zentralbl. XXXVIII, Abt. II (1921). — K. Goebel, Organographie, III. 2. Aufl. (1923) 1767—1775. — R. Wettstein, Handbuch der syst. Botanik, 3. Aufl. (1924) 507—509.

de Buitenzorg IX [1891] 143—188, Taf. XX—XXV.) Des letzteren vergleichende Untersuchungen ergeben folgendes: Das Saugorgan ist im ruhenden Zustande bald scutellum-artig (Gramineen, Centrolepis), bald keulenförmig, blattartig oder fädig (Zingiberaceen, Marantaceen; Cannaceen, Liliaceen, Iridaceen, Amaryllidaceen, Restiaceen, Juncaceen, Bromeliaceen), bald der Form nach unbestimmt und kurz. Im letzteren Fall vergrößert es sich stark beim Keimen des Samens und dringt tief in den Endosperm ein (Palmen, Cype-

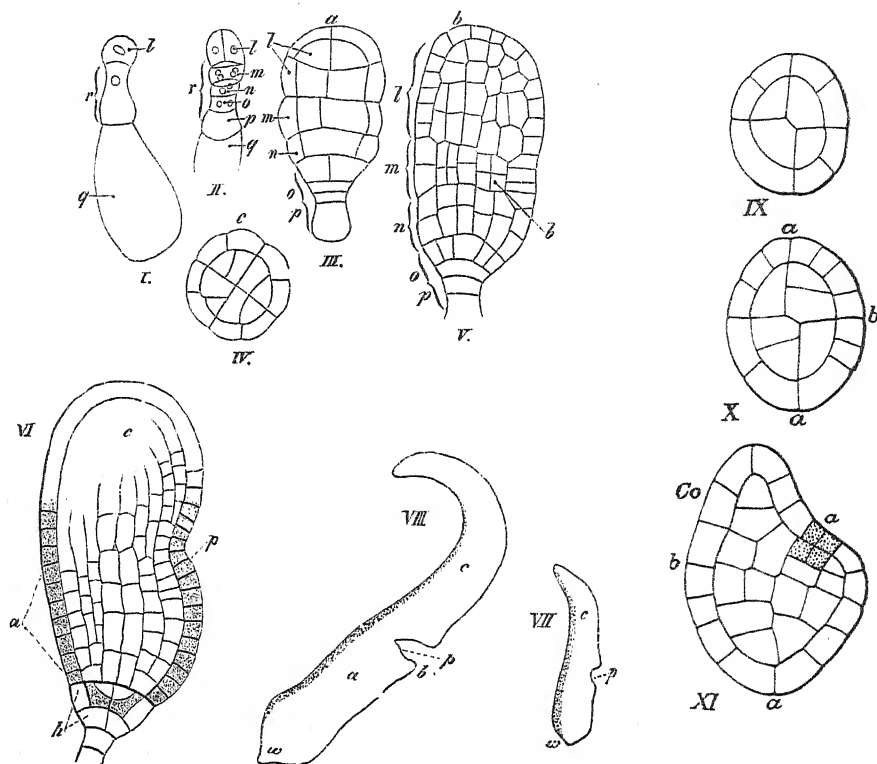


Fig. 92. Entwicklung des Embryos oder Keimlings von *Alisma plantago* L. als Beispiel für die Embryoentwicklung der Monokotyledonen. — I Vorkeim oder Proembryo aus 3 Zellen bestehend; *g* schwillt später kugelig an; aus *r* gehen Teile des Embryos und des Embryoträgers hervor; aus *l* wird der Kotyledon. II, III Weitere Entwicklungsstadien; die Zellen *m*, *n*, *o*, *p* sind aus *r* hervorgegangen; *o* und *p* bilden die sogenannte Hypophyse, aus welcher die Wurzelhaube der Hauptwurzel hervorgeht. — IV Optischer Querschnitt des Embryos. — V Älterer Embryo, an welchem rechts bei *b* eine leichte Einbuchtung anzeigt, wo die Stammknospe (Plumula) angelegt werden wird. — VI Noch älterer Embryo; *c* der Kotyledon, *a* das hypokotyle (unterhalb des Kotyledons befindliche) Glied, *p* der Stammvegetationspunkt, *h* die Hypophyse. Der dunkel gehaltene Teil ist das sogenannte Dermatogen. VII, VIII Noch ältere Embryonen, an denen auch die Hauptwurzel *w* hervortritt. — IX—XI Schema für die Embryoentwicklung einer monokotylen Pflanze (etwa *Tradescantia*), bei der der Sproßvegetationspunkt (in XI punktiert) aus dem apikalen Teil hervorgeht. (Fig. I—V nach Famintzin, VI—VIII nach Hanstein, IX—XI nach Goebel.)

raceen, Commelinaceen, Musa). [Mächtige Saugorgane entwickeln manche Palmen, so *Cocos nucifera* ein kugeliges bis zu 10 cm Durchmesser, *Lodoicea Seychellarum* ein hantelförmiges bis zu 20 cm Breite, mit 5 und mehr cm dicken Enden.] »Vergleichende Untersuchungen lehren, daß das bei den endospermfreien Familien und Gattungen auftretende, die Plumula bescheidende meist keulige Organ sicher der Kotyledon ist und daß das Saugorgan und die Keimblattscheide (Coleoptile, Cotyledonarscheide, Pileole) eine Einheit, nämlich den Kotyledon bilden, letzterer also aus einem scheidigen, die Plumula anfänglich umhüllenden Teile, aus dem im Samen steckenden Saugorgan und einem diese beiden verbindenden fädigen Teile besteht.« Nach meiner Meinung sind Scutellum der Gramineen und Hypokotyl auch als Teile des Kotyledons aufzufassen.

Als Ausnahme kommen bei einzelnen Monokotyledonen zwei Kotyledonen vor, bei der Liliacee *Agapanthus umbellatus* (beobachtet von Coulter und Lund) und bei der Aracee *Colocasia antiquorum* (beobachtet von Süssenguth).

Auch die in Fig. 93 erläuterte Embryoentwicklung von Dikotyledonen gilt keineswegs für alle, wie Hegelmaier (Vgl. Unters. über Entwicklung dikotyledoner Keime, Stuttgart 1878) gezeigt hat, sondern es kommen zahlreiche Variationen vor. Der Embryoträger fehlt bisweilen ganz (*Corydalis cava*) und ist in anderen Fällen sehr lang

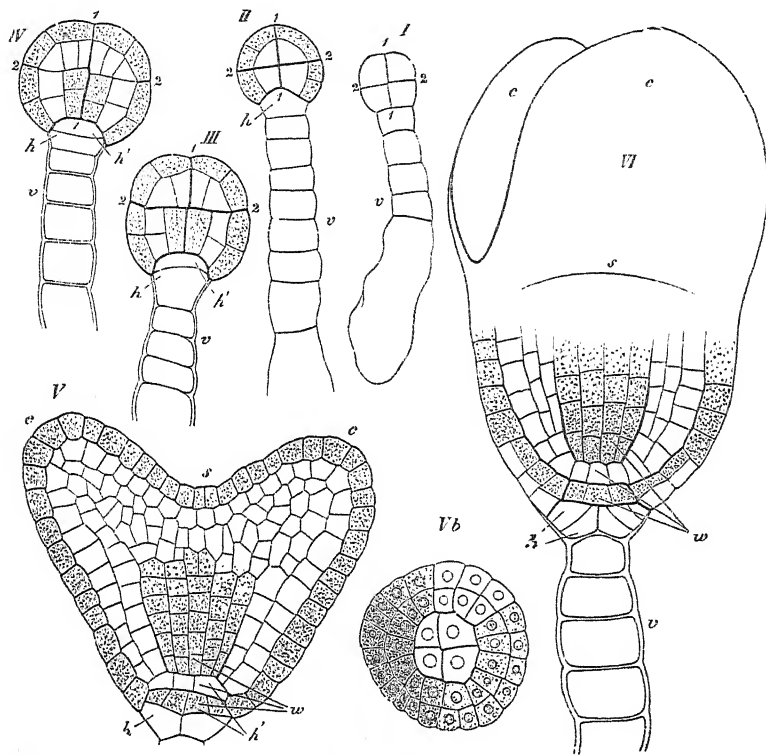


Fig. 93. Entwicklung des Embryos von *Capsella bursa pastoris* L. als Beispiel für die Embryoentwicklung der Dikotyledonen. Die Entwicklungsstadien entsprechen der Reihenfolge der Ziffern I—VII. Vb ist das Wurzelende von unten gesehen. — 1, 1—2, 2 bezeichnen die ersten Teilungen der Endzelle des Vorkeims oder Proembryos v, von dessen übrigen Zellen die dem Embryo zunächst liegende h die Hypophyse darstellt, während die anderen den Embryoträger bilden. Die Endzelle zerfällt zunächst in 8 Oktanten. c Kotyledonen, s Achsenscheitel, w Wurzel. Dermatogen, das Oberhautgewebe, und Plerom, die Anlage des Stranggewebes, sind dunkel gehalten, das Periblem oder die Anlage des Grundgewebes dagegen hell. Übrigens ist die von Hanstein, dem ersten Beobachter dieser Entwicklung, angenommene scharfe Sonderung dieser Gewebelemente nicht immer vorhanden. — III—VI zeigen auch die Teilungen der Hypophyse, deren eine Schicht h' sich an das Dermatogen anschließt und die erste Kappe der Wurzelhaube darstellt. (Nach Hanstein.)

(*Corydalis ochroleuca*); ferner tritt bei einzelnen Embryonen der Stammscheitel vor der Ausgliederung der Kotyledonen auf. Soweit diese Verhältnisse für die Systematik oder Charakteristik der einzelnen Familien von Wichtigkeit sind, werden dieselben bei diesen besprochen werden. Bei manchen Dikotyledonen (*Cyclamen*, *Abronia*, *Pinguicula*) entwickelt sich anfangs nur der eine Kotyledon, während der andere zurückbleibt und sich später sogleich zu einem Laubblatt ausbildet. Bei einigen *Peperomia* hat Hill Heterokotylie beobachtet, die sich darin äußert, daß der eine Kotyledon im Samen verbleibt, während der andere schon herausgetreten ist und assimiliert. Ferner möge hier erwähnt werden das eigentümliche Verhalten der Gesneracee *Streptocarpus polyanthus* Hook. und mehrerer verwandter Arten, bei denen der Embryo anfangs zwei kleine gleiche Kotyle-

donen oberhalb eines später nach Bildung von Adventivwurzeln absterbenden Hypokotyls entwickelt. Von den beiden kleinen Kotyledonen wächst der eine mächtig (bei *Streptocarpus Wendlandii* bis zu 30 cm Länge und 20 cm Breite) heran und entwickelt sich vollkommen laubblattartig, während der andere verkümmert und bald ganz abstirbt; außer diesem aus dem Kotyledon hervorgegangenen Laubblatt wird kein anderes erzeugt, sondern am Blattstiel entspringen ein Blütenstand und später adventive Laubspresse. (T. Hielscher, Anatomie und Biologie der Gattung *Streptocarpus*, Dissert., Breslau 1878). Bei anderen Arten von *Streptocarpus* mit reich beblättertem Stengel, wie *St. caulescens*, sind die Kotyledonen durch ein ziemlich langes Internodium getrennt, der untere klein, der obere laubblattartig (Engler, in Bot. Jahrb. Bd. LVII [1921] 204, Fig. 1). Es sind dies alles heterokotyle Pflanzen, denen man auch folgende pseudomonokotyle Arten zurechnen kann, bei denen der zweite Kotyledon frühzeitig verkümmert und nur einer über die Erde tritt: *Corydalis cava* und verwandte, *Bunium creticum*, *B. petraeum*, *Carum bulbocastanum* und *C. incrassatum*, *Erigenia bulbosa*, *Butinia bunioides*, *Conopodium capillifolium*, *C. subcarneum* und *C. Bourgaei*. Eine Übersicht

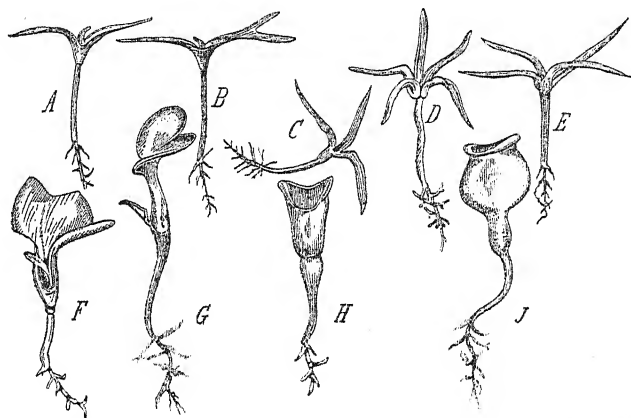


Fig. 94. Varianten von Kotyledonen typisch dikotyledoner Pflanzen. — A—E von *Papaver rhoeas* L. A dikotyle, B hemitrikotyle, C trikotyle, D pentakotyle, E tetrakotyle Keimpflanzen. — F—J *Oenothera glauca*. F, G einfach synkotyle, H, J amphikotyle Keimlinge. (Nach de Vries.)

pseudomonokotyle Dikotyledonen findet sich bei E. Sargent (A theory of the origin of Monocotyl., in Ann. of Bot. XVII. [1903] 76). Ferner Velenovský, Vergl. Morphol. II. (1907) 305 (wo noch *Celastrus australis* erwähnt wird). Bei noch anderen Arten (*Citrus aurantium*, *Dryobalanops camphora*, *Pachira aquatica*) ist der eine Kotyledon groß, der andere sehr klein. (Vgl. Klebs, Beitr. z. Morphologie und Biologie der Keimung, in Pfeffer, Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, I.). Andererseits gibt es auch zu den Dikotyledonen gehörige Pflanzen mit mehreren Kotyledonen, wie die Loranthacee *Psittacanthus* mit 4, von den Proteaceen *Persoonia* mit 2—8. Außerdem finden sich auch nicht selten bei Pflanzen, die für gewöhnlich Keimlinge mit 2 Kotyledonen entwickeln, mitunter solche mit 3, trikotyle Keimlinge, bei denen wahrscheinlich frühzeitig Spaltung eines Kotyledons stattgefunden hat. (Junger in Sitzungsber. d. schles. Gesellsch. 1869, 1870, 1871, und Winkler in Sitzungsber. d. bot. Ver. f. d. Prov. Brandenburg 1875.) Ähnliche und andere Varianten von typisch dikotyledonen Pflanzen hat auch de Vries (in Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. von 1894) beschrieben und abgebildet (Fig. 94).

Bei *Ranunculus ficaria* hatte Irmisch auch Einkeimblättrigkeit angenommen, aber wahrscheinlich handelt es sich nach Stark um seitliche Verwachsung zweier Kotyledonen. Fälle seitlicher Verwachsung von Kotyledon-Stielen und Kotyledon-Spreiten hat Süssenguth in seiner Abhandlung »Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen« teils nach eigenen Untersuchungen, teils nach Angaben in der Literatur zusammengestellt, namentlich tritt diese Erscheinung der Synkotylie, welche Monokotylie vortäuscht, auf bei Arten von *Polygonum*, *Rheum*, Ranunculaceen, Berberidaceen und Nymphaeaceen.

Schließlich ist auch noch darauf hinzuweisen, daß bei einer ziemlich großen Anzahl von Pflanzen der Embryo gar keine Kotyledonen entwickelt, so bei den Orchidaceen, nicht nur bei den dauernd saprophytischen *Neottia*, *Epipogon*, *Coralliorrhiza*, sondern auch bei den nur anfangs saprophytischen *Ophrydeae* u. a., bei den *Burmanniaceae*, von denen mehrere auch noch grüne Blätter entwickeln, und bei den *Triuridaceae*, sodann bei den zu den Dikotyledonen gehörigen Parasiten *Balanophoraceae*, *Rafflesiaceae*, *Cynomoriaceae*, *Lennoaceae*, *Cuscuta*, *Orobanchae* (aber nicht bei *Lathraea*), und bei den saprophytischen *Pirolaceae* *Pirola*, *Monotropa*, *Pterospora* und wohl auch den übrigen Gattungen dieser Familie, ferner bei *Voyria*, *Leiphaimos* (*Gentianaceae*). Goebel sieht in diesen ungliederten Embryonen Hemmungsbildungen. Beachtenswert ist, daß in den meisten Fällen die ungliederten Embryonen in sehr kleinen, massenhaft erzeugten Samen ent-

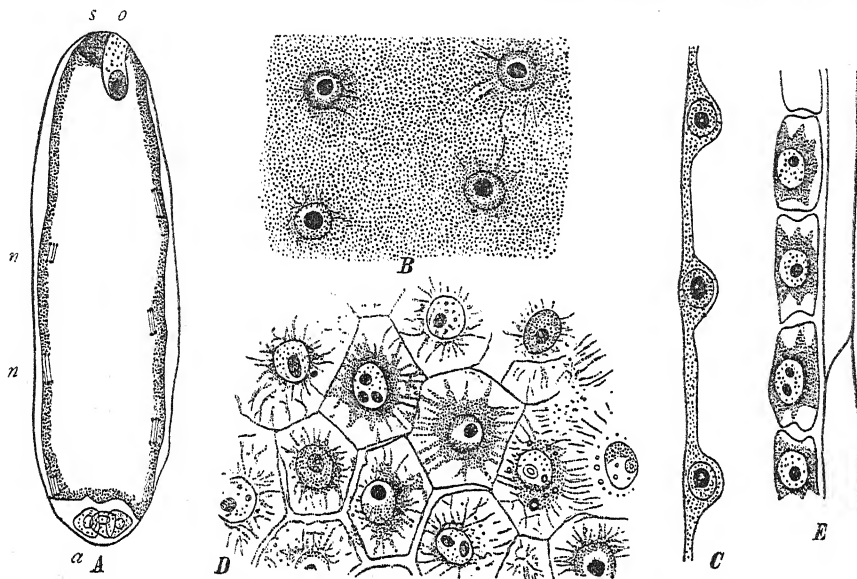


Fig. 95. Entwicklung des Endosperms oder Nährgewebes im Embryosack von *Myosurus minimus* L. A Längsschnitt durch den Embryosack; im Wandbelag gleichmäßig verteilte Zellkerne (n) im Teilungszustande; o die befruchtete Eizelle; s der Rest einer Synergide; a die Antipoden (Gegenfüßlerinnen). B Stückchen des protoplasmatischen Wandbelags mit 4 Zellkernen in Flächenansicht. C ebensolcher Belag im Längsschnitt. D derselbe Belag im Beginn der Bildung von Zellmembranen um die protoplasmatischen Zellen. E etwas älterer Belag im Längsschnitt. — A 240mal, B und E 540mal vergr.

halten sind; dies ist aber nicht der Fall bei *Cynomorium* und bei *Cuscuta*, wo zudem der Embryo die Gestalt eines kreisförmig oder spiralig gekrümmten Fadens besitzt.

Bisher haben wir nur verfolgt, in welcher Weise sich die befruchtete Eizelle zum Embryo entwickelt; es treten aber nach der Befruchtung in der Samenanlage noch andere Veränderungen ein, wodurch dieselbe zum Samen wird. Wie wir oben sahen, vereinigen sich vor der Befruchtung die beiden von den Zellkerntraden im Embryosack nach der Mitte zu abgegebenen Polkerne \pm miteinander und mit dem einen generativen Kern (vgl. Fig. 89 und 90). Der Embryosack pflegt sich während und nach der Befruchtung zu vergrößern. Dabei teilt sich nun auch der sekundäre Embryosackkern sofort nach der Befruchtung. Die Tochterkerne befinden sich an der Wandung des Embryosackes und teilen sich so rasch durch wiederholte Zweiteilung, daß sehr bald an der ganzen Wandung des Embryosackes Zellkerne verteilt sind, welche die Entwicklung des Endosperms*) einleiten. Wenn die freie Kernbildung fortschreitet und erst spät eine Fläche-

*) Wichtigere neuere Literatur über Endosperm und Haustorienbildung des Embryosackes: Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (1883) 401. — Balicka Iwanowna, Etude sur le sac embryonnaire chez certains Gamopetales, Flora LXXXVI (1899). — M. Merz, Samenentwicklung der Utricularien, Flora LXXXIV (1897), tab. X. — Lang, Polypompholyx und Byblis, Flora LXXXVIII (1901). —

rung durch Membranen erfolgt, dann bezeichnet man das Endosperm als nukleär. Erfolgt aber sofort Membranbildung, dann ist das Endosperm zellulär. Ganze größere Verwandtschaftskreise sind durch die eine oder die andere der beiden Entwicklungsformen charakterisiert. Es war 1905 von Strasburger geäußert worden, daß die Endospermibildung in den Samenanlagen der Angiospermen nur da durch freie Kernteilung eingeleitet werde, wo die sekundäre Embryosackhöhlung noch an Größe zunimmt, nicht dort, wo sie, wie vorwiegend bei Dikotylen, nur langsam wächst. Auch

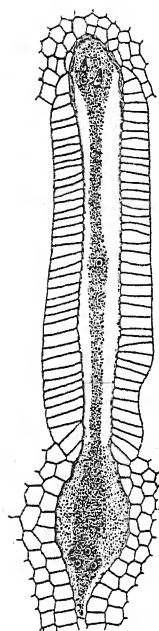


Fig. 96. Längsschnitt durch den Embryosack von *Myoporum serratum*, mit dem dem Nucellus angehörigen Epithel (Tapetum); am angeschwollenen Ende der Eiapparat, am entgegengesetzten Ende die Antipoden. (Nach Billings.)

Süßenguth spricht sich dahin aus, daß in engen langen Embryosäcken zelluläre, in großen dagegen nucleäre Endosperme vorherrschen. Dieser Meinung widersprechen aber die von Svensson (S. 153) angeführten Fälle von *Magnolia virginiana*, *Peperomia*, *Heckeria umbellata*, *Gunnera macrophylla*, *Sarcophyte sanguinea* und *Balanophora*, in deren voluminösen, gerundeten Embryosäcken die Endospermibildung mit Zellteilungen eingeleitet werden kann. Derselbe Autor hat auch bei der Hydrophyllaceen-Gattung *Phacelia* feststellen können, daß bei nahe verwandten Arten die Embryosäcke gleiche Größe und Form besitzen und trotzdem sich das Endosperm in diesen bisweilen nach verschiedenen Grundtypen entwickelt, bei *Ph. tanacetifolia* nucleär, bei *Ph. congesta* zellulär, bei *Ph. Parryi* intermediär. Sehr beachtenswert sind auch Svenssons andere Ausführungen in dem Abschnitt: Die Endospermtypen und ihr entwicklungsgeschichtliches Verhältnis zueinander nebst einigen allgemeinen Erörterungen über die Anwendbarkeit von Endospermcharakteren für die Systematik (S. 148 bis 167).

Verf. ist geneigt, den nucleären *Borrage*-Typ als den ursprünglichsten zu betrachten, gibt aber zu, daß sich die Richtigkeit dieser Auffassung nicht beweisen läßt. Diese als primitiv angenommene Eigenschaft haben *Borrage* und *Onosma* am längsten bewahrt. Andere Borraginaceen schlugen eine Entwicklungsrichtung ein, die bei *Myosotis* mit einem typisch zellulären Endosperm endete. Zwischen den extremen Endospermtypen bei *Borrage* und *Onosma* einerseits, *Myosotis* andererseits besteht aber keine unüberbrückbare Kluft, sondern der Übergang zwischen ihnen wird unzweideutig durch den *Lycopsis*-, *Echium*- und *Lappula*-Typ vermittelt. Svensson stellt sich vor, daß die Zellbildung in der funicularen Embryosackregion früher und früher begonnen hat und schließlich wie beim *Lycopsis*-Typ schon nach der zweiten Kernteilung im Endosperm eingetreten ist.

Das Endosperm wurde in der älteren Literatur Albumen, auch Eiweiß genannt. Da die Namen Eiweiß und Albumen zu Mißverständnissen Veranlassung geben, so sind dieselben aufzugeben. Das Endosperm ist ein Speichergewebe für Reservestoffe (Stärke, Albuminate, Öl, Fett, auch Zellulose), durch welche der Embryo oder Keimling ernährt wird, daher empfiehlt sich hierfür auch die von uns gebrauchte deutsche Bezeichnung Nährgewebe. Der Embryosack vergrößert sich allmählich und verdrängt in den meisten Fällen das dahinschwindende und seinen Inhalt verlierende Gewebe des Nucellus, wie dies in Fig. 97 A die Samenentwicklung von *Ricinus* zeigt, auch

Billings, Beitrag zur Samenentwicklung, Flora LXXXVIII (1901). — A. Ernst, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo von *Tulipa Gesneriana*, Flora LXXXVIII (1901). — Strasburger, Die Samenanlage von *Drimys Winteri* und die Endospermibildung bei Angiospermen, Flora XCV (1905). — J. M. Coulter, The Endosperm of Angiosperms, Bot. Gaz. LII (1911) 380. — M. Wurdinger, Bau und Entwicklung des Embryosacks von *Euphrasia*, Denkschr. d. Akad. Wiss. Wien, LXXXV (1910). — E. Jacobson-Stiasny, Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildungen bei den Angiospermen, Sitz.-Ber. d. Akad. Wien CXXIII (1914). — K. Goebel, Organographie, 2. Aufl. III (1923) 1761. — H. G. Svensson, Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen mit besonderer Rücksicht auf die Endospermibildung, Dissertation Uppsala 1925. — A. Helga S: son Stenar, Embryologische Studien II. Die Embryologie der Amariyllideen, Dissertation, Uppsala 1925.

nicht selten einen Teil der Integumentschichten. In einer verhältnismäßig geringen Zahl von Fällen bleibt das Gewebe des Nucellus bestehen, vergrößert sich und speichert ebenfalls Nährstoffe auf; man nennt dann dieses Nährgewebe *Perisperm*, im Gegensatz zu dem im Embryosack entwickelten *Endosperm*. Solches Perisperm finden wir z. B. bei *Piperaceae*, *Nymphaeaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, keineswegs aber bei allen Gattungen der letztgenannten Familien. Nicht selten ist das dem Embryosack anliegende Gewebe des Nucellus oder nach dessen frühzeitiger Zerstörung das des Integuments epithelartig mit senkrecht zur Längsachse des Embryosackes gestreckten, plasma-reichen Zellen ausgebildet. Diese Gewebeschicht (Fig. 96) dient offenbar der Ernährung

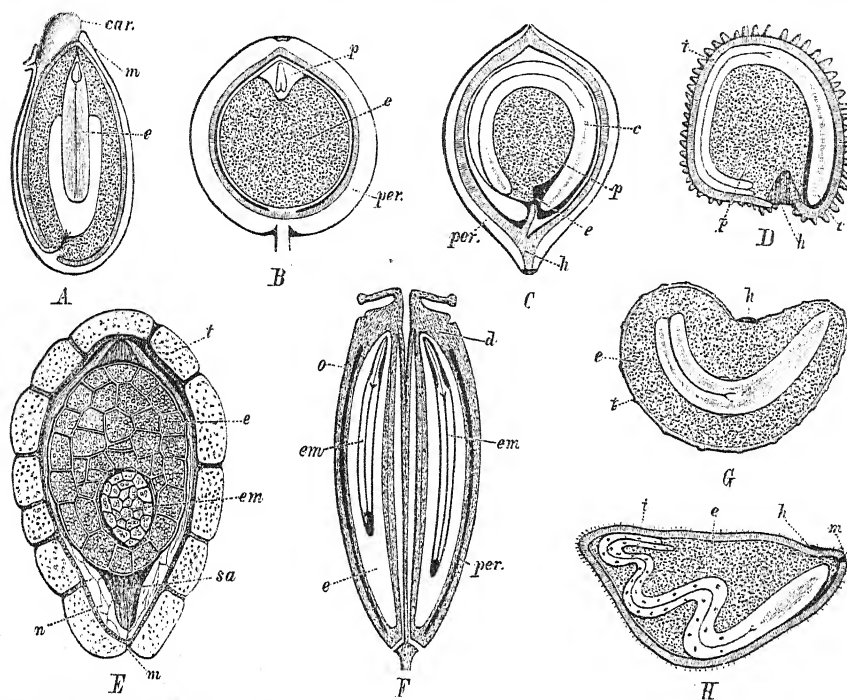


Fig. 97. Mehrere Samen in Längs- und Querschnitten, zur Demonstration des Nährgewebes. A *Ricinus communis* L., Längsschnitt durch einen halbroffenen Samen; bei *car.* die auf der einen Seite der Mikropyle auftretende Anschwellung oder Caruncula. — B *Piper nigrum* L., Längsschnitt durch die Frucht. — C *Spinacia oleracea* L. β *inermis*, Längsschnitt durch die Frucht. — D *Agrostemma githago* L., Längsschnitt durch den Samen. — E *Orobancha Galii* Duby, Längsschnitt durch den Samen, bei *n* Rest des Nucellus, bei *sa* Rest des Embryosackes. — F *Peucedanum carvifolium* Vill., Längsschnitt durch die Spaltfrucht. — G *Papaver somniferum* L., Längsschnitt durch den Samen. — H *Convolvulus arvensis* L., Längsschnitt durch den Samen. — In allen Figuren: *per.* Pericarp, *t* Samenschale, *h* Nabel, *m* Mikropyle, *p* Perisperm, *e* Endosperm, *em* Embryo. (F nach Baillon, die andern Fig. nach Harz, Landwirtsch. Samenlk.)

des Endosperms und des Embryos. Das Nährgewebe ist äußerlich noch insofern verschieden entwickelt, als es bei sehr starker Verdickung der Zellwände, wie z. B. bei vielen Palmen, hornartig oder knorpelig, bei reichem Saftgehalt fleischig, bei frühzeitiger Austrocknung und Isolierung seiner Zellen mehlig, *farinos* wird. Die Entwicklung des Keimlings im Samen ist eine außerordentlich verschiedene, manchmal für ganze Familien, Unterfamilien, Gattungen charakteristische, aber auch nicht selten selbst innerhalb der Gattungen variierende. Aus der Entwicklungsgeschichte des Keimlings geht hervor, daß das Hypokotyl immer der Mikropyle zugekehrt ist; da nun an diesem sich das Hauptwürzelchen, die *Radicula* bildet, so kann man auch sagen, daß das Radicularende des Keimlings der Mikropyle zugewendet ist. Wir sahen ferner, daß der Embryosack und der Nucellus gerade oder gekrümmt sein kann; im letzteren Falle wird bei starkem Wachstum des Keimlings dieser auch leicht gekrümmt werden. Es ist aber keineswegs immer der Keimling von dem ihm im Embryosack und Nucellus gebotenen Raum abhängig;

so sehen wir z. B. bei den Umbelliferen (vgl. Fig. 97 F) in einem großen Embryosack einen kleinen Keimling sich entwickeln, und anderseits geht wieder in vielen Fällen die Entwicklung der Keimblätter so mächtig vor sich, daß dieselben sich mehrfach krümmen und falten müssen, um in dem Samen Platz zu haben (man vgl. z. B. Fig. 97 H, 98 B, 112 D).

Mit dieser Entwicklung des Keimlings hängt es nun zusammen, daß in vielen Fällen der Inhalt des Nährgewebes sehr bald völlig von dem Keimling aufgesaugt wird, und

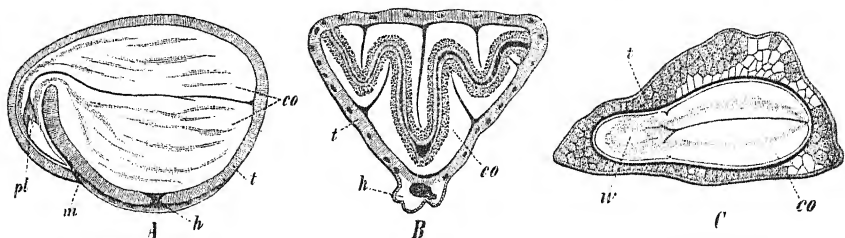


Fig. 98. Einige Samen ohne Nährgewebe. A *Aesculus hippocastanum* L., Längsschnitt. — B *Fagus silvatica* L., Querschnitt. — C *Oenothera biennis* L., Längsschnitt. — In allen Figuren: t Samenschale, h Nabel, m Mikropyle, pl Plumula oder Knöspchen, co Kotyledonen, w Würzelchen.

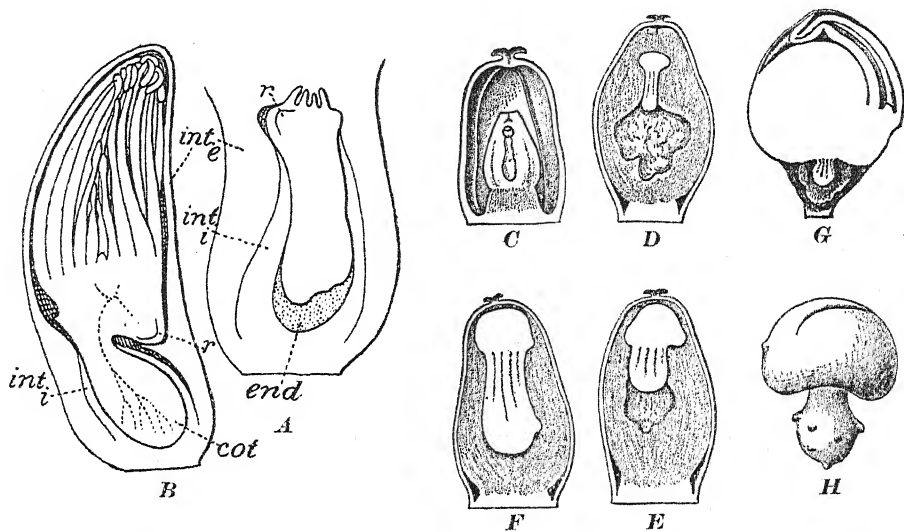


Fig. 99. A, B *Cryptocoryne ciliata* (Roxb.) Fisch. Längsschnitte durch reifenden und reifen Samen. A der Embryo hat mit seinem Kotyledon den größten Teil des Endosperms aufgenommen und beginnt die Blätter zu entwickeln; int. i inneres, int. e äußeres Integument, r Würzelchen. B älteres Stadium, in dem der Kotyledon das ganze Endosperm aufgesaugt und zahlreiche Blätter entwickelt hat. — C—H *Typhonodorum Lindleyanum* Schott. Entwicklung des Samens in der Frucht. C Pistill mit eben befruchteter Samenanlage; D—H aufeinanderfolgende Stadien in der Entwicklung des das Endosperm aufzehrenden Saugfortsatzes des Kotyledons; G Embryo nach Aufsaugung des größten Teiles des Endosperms und des Nucellus; H fertiger Embryo mit beginnender Wurzelbildung. (A, B nach Goebel; C—H Original.)

dieser allein die Samenschale ausfüllt, während in anderen Fällen das Nährgewebe bis zur Keimung erhalten bleibt und erst nachher ganz allmählich, oft in sehr langen Zeiträumen von der Oberfläche der Keimb. oder, wie namentlich bei den Monokotylen, von Saugfortsätzen des Kotyledons aufgesaugt wird, während das Würzelchen schon längst aus dem Samen herausgetreten und in die Erde eingedrungen ist. Alle Samen, bei welchen Keimb. und auch die sogenannte Plumula, d. h. die Stammspitze mit den ersten Blattanlagen, weit entwickelt sind, keimen rasch, weil hier der Keimling schon im Samen eine große Selbständigkeit erreicht hat. Das ist schon bei den Samen der Gräser und vielen Leguminosen, namentlich aber bei mehreren Wasserpflanzen der Fall, so z. B. bei

Ceratophyllum sowie den Araceen-Gattungen *Cryptocoryne* (Fig. 99 A, B) und *Typhonodorum* (Fig. 99 C—G).

Bei diesen Pflanzen ist der Same durchaus nicht befähigt, eine längere Ruheperiode durchzumachen, da keine harte Samenschale als Schutzorgan für den jungen Embryo und das ihm anfangs anliegende Nährgewebe entwickelt wird. Ganz anders ist es bei den Samen, bei welchen unter dem Schutz einer ± harten Samenschale oder Fruchtwandung entweder ein zu mehrjähriger, oft Jahrzehnte dauernder Ruhe befähigtes Endosperm den Keimling umgibt, oder die Nährstoffe des Endosperms, wie z. B. in den dicken Kotyledonen von *Aesculus hippocastanum* (Fig. 98 A), gespeichert worden sind. Die Aufnahme der Nährstoffe des Endosperms durch den Keimling wird dadurch begünstigt, daß derselbe in jüngerem Zustande oft an seiner ganzen Oberfläche, namentlich an der des Kotyledons oder der Kotyledonen, zum mindesten an den beiden in das Endosperm ± vordringenden Saugfortsätzen (siehe S. 88), mit dünnwandigem protodermalem Gewebe versehen ist, welches erst später zu einer richtigen Oberhaut wird. Wenn diese Zellen eine flache oder nur wenig hervorgewölbte Außenwand besitzen, dann geht die Nahrungsaufnahme aus dem Endosperm nur langsam vor sich. Wenn aber an besonderen Saugfortsätzen des Embryos radial gestreckte, mit schwach gewölbter Außenwand versehene Zellen dem Nährgewebe anliegen, dann wird die Nahrungsaufnahme schon mehr begünstigt, kann aber noch Wochen und Monate dauern, bis das Endosperm vollständig aufgezehrt ist, so bei den Saugfortsätzen an den Embryonen der Cyperaceen, Palmen, Liliaceen, Iridaceen, Zingiberaceen, Marantaceen u. a. Bei den Gramineen ist das Absorptionsgewebe des schildförmigen Kotyledons, des sogenannten Scutellum, an der dem Nährgewebe zugekehrten Seite aus langgestreckten Zellen gebildet, welche bei *Triticum* (Fig. 100 B) zuletzt 0,09 mm lang und zuletzt voneinander isoliert werden, so daß sie ihre aufsaugende Tätigkeit mit bedeutender Flächenvergrößerung ausüben. Auch an der kugelig angeschwollenen, als Haustorium fungierenden Spitze der Commelinacee *Tinantia fugax* hängen die Absorptionszellen seitlich nur locker zusammen.

Da nach der Befruchtung sowohl zur Entwicklung des Endosperms wie zu der des Embryos Nährstoffe benötigt werden, haben sich mancherlei Einrichtungen ausgebildet, welche diesem Zweck dienen. Dem Embryosack werden einmal häufig durch das ihm anliegende, aus radial gestreckten Zellen bestehende Epithel des Nucellus oder des inneren Integumentes, welches auch als Tapetum bezeichnet wird (Fig. 96), Nährstoffe zugeführt. Während die Ausbildung dieses Epithels ziemlich verbreitet ist, haben folgende Fälle mehr den Charakter von Ausnahmeseinungen:

1. Es dient der Pollenschlauch als Saugorgan bei *Cucurbita pepo* (Fig. 102). Nachdem der Pollenschlauch in den Nucellus der Samenanlage eingedrungen ist, erweitert sich noch vor Erreichung des Embryosacks sein Ende zu einer Blase, von der aus blinde Verzweigungen ausgehen, welche den Nucellus und das innere Integument durchbohren und

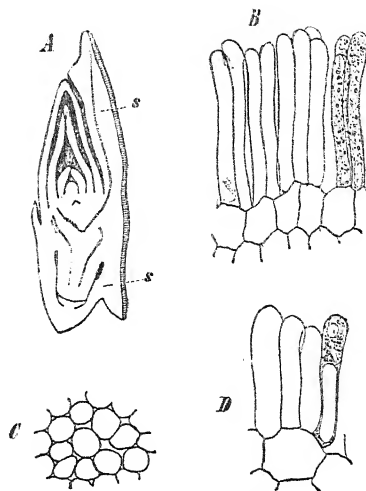


Fig. 100. A—C *Triticum sativum* Lam. Keimling im ruhenden Zustande; ss das Scutellum mit dem Absorptionsgewebe; B die schlauchförmigen Absorptionszellen eines älteren Keimpflänzchens 230/1; C die gleichen Zellen im Querschnitt. — D *Stipa calamagrostis* Wahlenb. Absorptionszellen eines Keimpflänzchens. (Nach Haberlandt.)

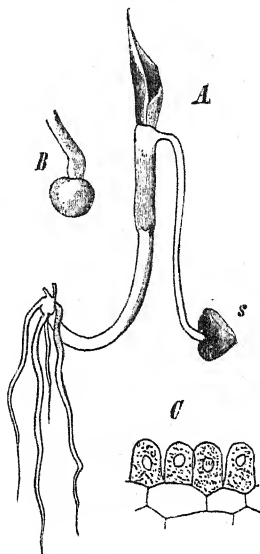


Fig. 101. A Keimpflanze von *Tinantia fugax* (Jacq.) Scheidw., 4mal vergr.; s der Same; B Haustorium, frei präpariert; C Absorptionszellen des Haustoriums. (Nach Haberlandt.)

mit ihren Enden oft in das äußere Integument eintreten. Das Gewebe des letzteren differenziert sich in eine äußere Schicht von verholzten netzartig verdickten, von Interzellularen durchsetzten Zellen und eine innere Schicht von zusammenhängenden Zellen mit protoplasmatischem Inhalt, welche auch stärkereiche Zellen enthält, die mit den dünnwandigen blinden Enden der Pollenschlauchzweige fest zusammenhängen. Der Innenteil

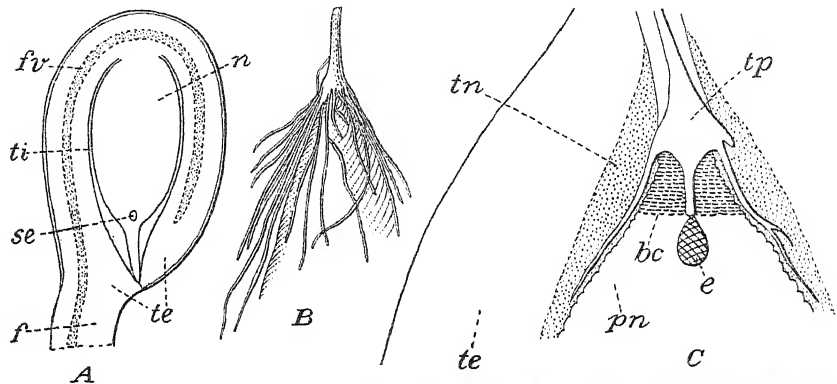


Fig. 102. *Cucurbita pepo* L. A Schematischer Längsschnitt durch die Samenanlage, f Funiculus, te äußeres Integument mit dem Leitbündel fe, ti inneres Integument, n Nucellus, se Embryosack. — B Spitze eines reifen Samens, von welchem die Samenschale entfernt ist, mit den Auszweigungen des Pollenschlauches. — C Schema eines Teiles des Längsschnittes durch die Samenanlage, in welchem der Embryo sich im kugeligen Stadium befindet, te äußeres Integument, tn Nährschicht desselben, pn nicht resorbierter Teil des Nucellus, bc verholzender Teil des Nucellus, e Embryo, tp blasiger Teil des Pollenschlauches, von dem die zum Embryo vorgedrungenen und die in die Nährschicht des äußeren Integumentes eingedrungenen Auszweigungen ausgehen. (Nach B. Longo.)

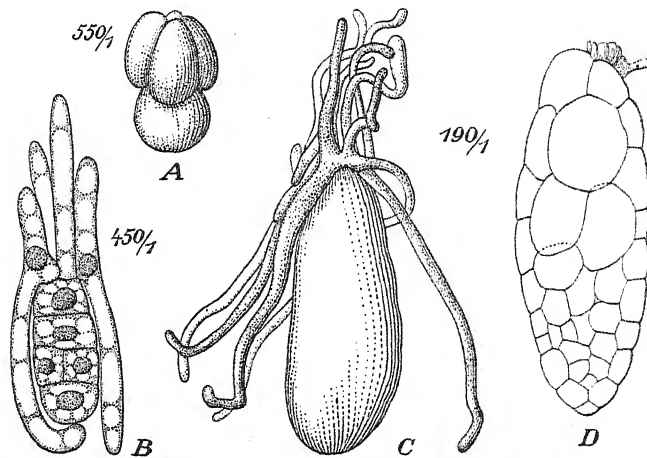


Fig. 103. Embryoentwicklung von *Phalaenopsis amabilis* Bl. A Embryoanlage mit dem 4zelligen Suspensor oder Embryoträger, B Verlängerung der 4 Zellen des Suspendors gegen die Mikropyle und nach unten, C Weitere Verlängerungen der Suspensorzellen zu Saugorganen, D Optischer Längsschnitt eines herangewachsenen Embryos. (Nach Treub.)

des äußeren Integumentes wird auch von einem Gefäßstrang durchzogen, welcher von der Chalaza aus sich fortsetzt. Nach der Befruchtung werden die Außenwände der Epidermiszellen des Nucellus unmittelbar unterhalb der Blase kutinisiert und später entsteht am Grunde des Nucellus eine Korkkappe, so daß nach Aufsaugung des Nucellus durch das wachsende Endosperm der einzige Weg, den die Nährstoffe nehmen, um zum Embryo zu gelangen, der Teil der Samenanlage ist, in welchem die Pollenschlauchblase mit dem Embryosack in Berührung steht. Die blinden Zweige des Pollenschlauches führen dem Em-

bryo neue Nährstoffe zu, so lange, bis der Same seine Reife erlangt hat. Dann sieht man den Rest des Pollenschlauches von Holzzellen ganz umgeben, sich mit einer gelbbraunen, stark lichtbrechenden Masse verschließen, welche die Ligninreaktion gibt. — Über diesen interessanten Fall existieren einige Mitteilungen von B. Longo: La nutrizione dell'embrione della *Cucurbita* operate per mezzo del tubetto pollinico, Rend. R. Accad. dei Lincei, Cl. d. Sc. fis., mat. e nat. XII, 1^o Scr., ser. 5^o 1903; Ann. di Bot. Vol. I fasc. 2 (1903) 71—74,

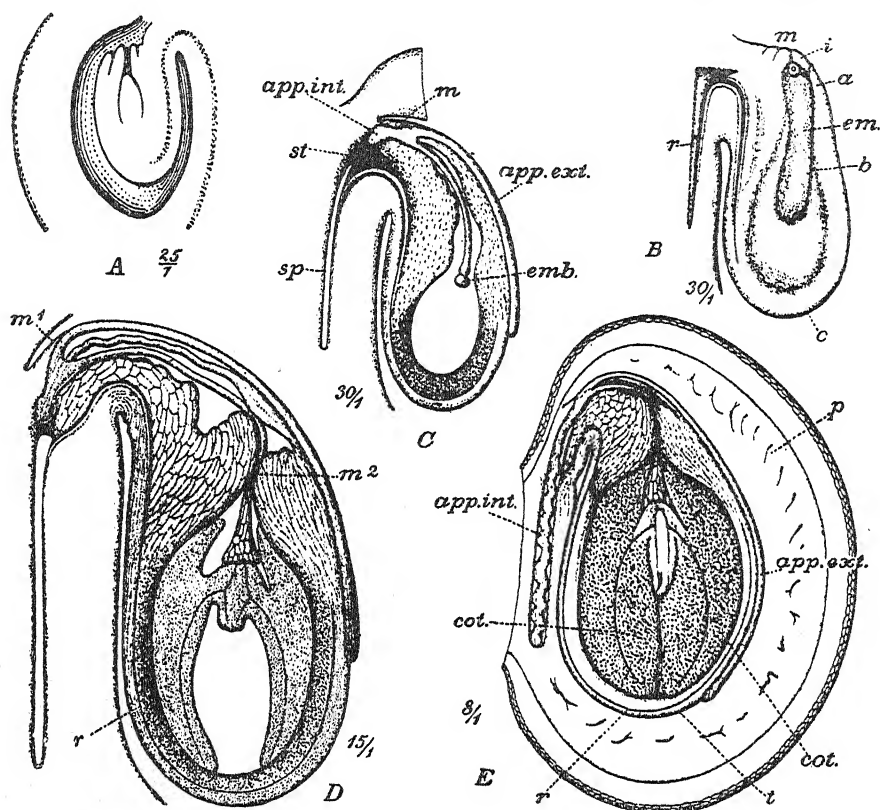


Fig. 104. *Tropaeolum majus* L. Entwicklung des Samens. A Junge Samenanlage. B Dieselbe zur Zeit der Empfängnisreife, a äußeres, i inneres Integument, r Leitbündel der Raphe, em Embryosack, b sein unterer zur Chalaza c vordringender Teil. C Befruchtete Samenanlage; m Mikropyle, emb. Embryo, m Suspensor mit dem äußeren Anhängsel app. ext. und dem inneren app. int., sp Spalttriß im absteigenden Ast des Raphebündels, st stärkereiches Gewebe. D Junger Same, m² Ort der eigentlichen Mikropyle, m² sekundäre, unechte Mikropyle. E Fast reifer Same, vom Perikarp umschlossen, p Perikarp, t Samenschale, r Raphidenbündel, cot Kotyledonen. (Nach Kayser.)

207; Vol. II (1905) 373—396. — Gutes Referat von Dr. Solla in Bot. Jahresbericht 34 (1906) 2, S. 607, 608.

2. Am Embryoträger wachsen Zellen zu langen Saugschläuchen aus bei den Orchidaceen *Phalaenopsis amabilis*, *Ph. Schilleriana* u. a. Nach der ersten Teilung der Eizelle entwickelt sich die untere zur Embryoanlage, während die obere durch 2 Längswände einen 4zelligen Suspensor oder Embryoträger bildet (Fig. 103 A); eine jede dieser 4 Zellen verlängert sich fadenförmig nach oben (gegen die Mikropyle) und nach unten (Fig. 103 B), die oberen Enden dringen in das Exostom ein, die unteren umhüllen den Embryo (Fig. 103 C) und versorgen ihn mit Nährstoffen. Wenn der Embryo ausgebildet ist, sind die fadenförmigen Zellen abgestorben. Bei *Stanhopea oculata* entwickelt sich aus der befruchteten Eizelle ein aus 10—15 Zellen bestehender kugeliges Proembryo, aus dessen einer Zelle sich der Embryo entwickelt, während alle anderen Zellen zu langen darmartigen

Schläuchen auswachsen, welche sich zwischen die Zellen der Samenanlage drängen. — Nach Treub, Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées, Naturkund. Verhandl. d. Koninkl. Acad. Amsterdam, XIX (1879) und Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule, Annales du Jard. bot. de Buitenzorg III (1883) 79 ff. — Ganz anders ist die Entwicklung von aufsaugenden Auszweigungen des Embryoträgers in den zuletzt endospermlosen Samen von *Tropaeolum*. Hier wächst der Embryosack tief in die Chalaza hinein und verdrängt sowohl den Nucellus wie das ganze innere Integument bis auf einen Mikropylrest (Fig. 104 B). Nach der Befruchtung wird der Embryo an einem langen Suspensor in die untere Hälfte des Embryosacks hineingestoßen (Fig. 104 C). Darauf entwickeln sich an der untersten Zelle des Suspendors dicht unter der Mikropyle zwei lange fadenförmige Anhängsel, von denen das eine (app. ext.) das äußere Integument durchbohrt und zwischen dem Samen und der inneren Fruchtknotenwand hinabwächst, das andere (app. int.) durch

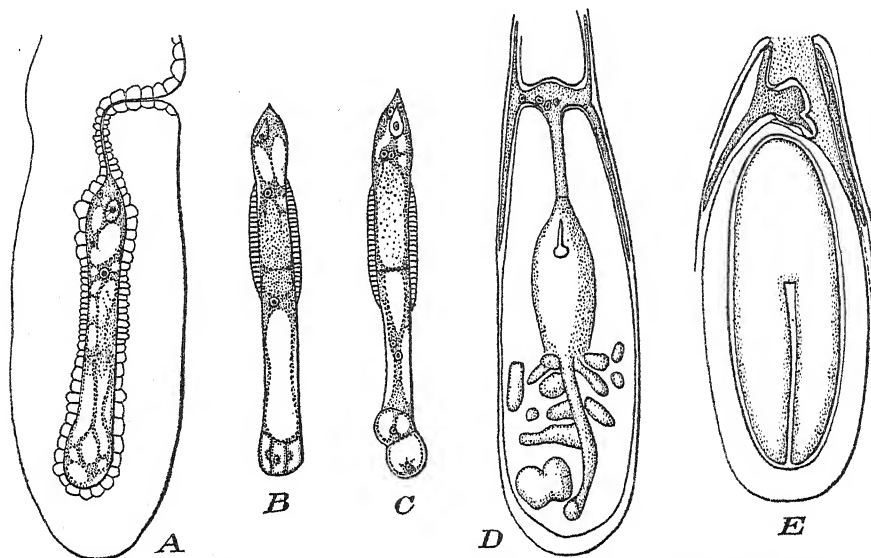


Fig. 105. Haustoriumbildung am Embryosack von *Globularia cordifolia* L. A Samenanlage mit Embryosack; B Embryosack zur Zeit der ersten Teilung des Endospermkerns; C Weitere Entwicklung des Endospermkerns und Bildung der Scheidewand; D Schematischer Längsschnitt durch die Samenanlage nach Entwicklung der Embryosackhaustorien am Mikropylende und am Chalazaende; E Fast reifer Same, in welchem noch ein Teil des Mikropylenhaustoriums enthalten ist. (Nach Billings in Flora Bd. LXXXVIII.)

den Funiculus in die Mittelsäule des Gynäzeums (Fig. 104 D) in eine vorher gebildete Spalte eindringt und schlängelnd nach unten wächst (Fig. 104 E). Diese eigenartigen Anhängsel bestehen aus Bündeln langgestreckter hyphenartiger Fäden. Während dieses Vorgangs schnürt sich der Embryosack etwa in der Mitte seiner Länge zusammen (Fig. 104 D, m_2); der obere Teil wird durch seitliche Wucherungen der Raphe immer mehr eingeeengt. Darauf verschrumpft der obere Teil des Samens mit den Anhängseln und dem in ihm gelegenen Teil des Suspendors und wird zu einer Masse zusammengepreßt, welche die Spitze des Samens bedeckt und mit dem äußeren Anhängsel an der Außenseite desselben herabläuft. Der untere Teil des Embryosacks und der Embryo haben sich immer mehr vergrößert, während zugleich das anfangs gerade kurze Gefäßbündel der Raphe den Embryo bis fast zur Höhe der Embryosackeinschnürung unwächst (Fig. 104 E). Der Verlauf der Anhängsel läßt auf eine Zuleitung von Nährstoffen aus der Fruchtwandung und der Mittelsäule zum Embryo schließen, doch fehlen hierüber noch entscheidende Untersuchungen.

3. Antipodenzellen entwickeln sich zu Haustorien bei Rubiaceen und Compositen. Erster bespricht F. E. Lloyd in: The comparative embryology of the Rubiaceae, Mem. of the Torrey bot. Club VIII (1899—1902). Auf das ernährungsphysiologische Verhalten der

Antipodenzellen bei den Compositen geht ein M. Goldflus in der Abhandlung: Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées, Journ. de botan. XII. XIII. (1898, 1899).

4. Ein Teil des Embryosacks fungiert als Haustorium. So bei einigen *Linum*-Arten der untere Teil, welcher später vom oberen durch eine Einschnürung abgetrennt wird und einige Endospermkerne enthält.

Hingegen wächst nach Billings (Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung; Flora 1901) bei *Globularia cordifolia* (Fig. 105) das obere Ende des Embryosacks durch den Mikropylekanal hindurch und breitet sich über das obere Ende der Samenanlage aus, fadenförmige Auswüchse bildend, welche teils längs des Funiculus gegen die Plazenta vordringen, teils zwischen dem jungen Samen und der Fruchtwand hinabwachsen.

5. An beiden Enden des Embryosacks entwickelt sich aus je einer Endzelle des Endosperms ein Haustorium bei *Euphrasia Rostkoviana* (Fig. 106), ein Mikropylarhaustorium mit mächtigem 4kernigen Lateralhaustorium und ein 2kerniges Chalazahaustorium. In ganz ähnlicher Weise entwickeln sich 2 Embryosackhaustorien bei *Lathraea squamaria* L. (nach Bernard [Sur l'embryogenie de quelques plantes parasites, Journ. de Bot. XVII, 1904]). Dagegen ist eine große sich stark verzweigende Haustorialzelle am Mikropylende des Embryosacks von *Impatiens Roylei* vorhanden (nach Longo).

6. Endospermhaustorien. Sehr eigentümliche Verhältnisse finden sich bei

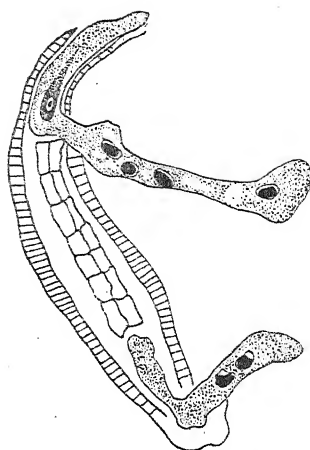


Fig. 106. Embryosack von *Euphrasia Rostkoviana* Hayne mit Mikropylar- und Lateralhaustorium am oberen Ende, mit Chalazahaustorium am unteren Ende. (Nach Wurdinger in Denkschr. d. Akad. d. Wiss. in Wien 85. Bd. 1910.)

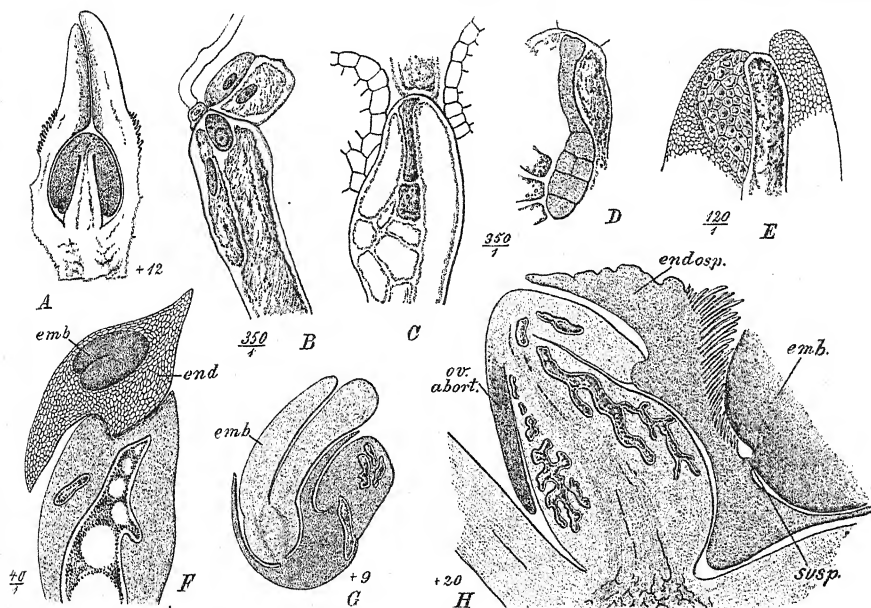


Fig. 107. *Avicennia officinalis* L. Haustorienbildung, ausgehend von einer Endospermzelle der Mikropylarregion. A axiller Längsschnitt des Fruchtknotens. B axiller Längsschnitt durch den Embryosack nach der Befruchtung; C dasselbe in einem späteren Stadium; D Embryo nach den ersten Zellteilungen; E Gipfel der Samenanlage nach der Befruchtung in axilem Längsschnitt; F Samenanlage, Nährgewebe und Embryo im Längsschnitt; G dasselbe in späterem Stadium; H axiller Längsschnitt durch die Plazenta, die Samenanlage, das Nährgewebe, den Embryoträger und den Embryo, links (ov. abort.) eine abortierte Samenanlage; susp. der Suspensor. (Nach Treub in Ann. Jard. Buitenzorg III [1883] 79–85, tab. XIV, XV.)

Avicennia (Fig. 107). Hier werden in der Samenanlage die Zellen, welche durch Teilung der Schwesterzelle des Embryosackes entstehen, nicht resorbiert. Nach der Befruchtung finden wir im Embryosack einige den Embryo einschließende Nährgewebezellen, von denen eine, *Kotylöide* genannt, bis an den Scheitel des Embryosackes reicht. Allmählich tritt das Nährgewebe aus der Mikropyle heraus und liegt zuletzt vollständig mit dem bereits 2 Kotyledonen zeigenden Embryo außen auf der Samenanlage; auf der einen Seite bildet das Nährgewebe nur eine dünne Lage, in welcher ein die Kotyledonen hindurchlassender Spalt entsteht. Die »Kotylöide« tritt bis zu einem gewissen Grade mit dem Nährgewebe aus der Mikropyle heraus, an der anderen Seite aber wächst sie bedeutend heran

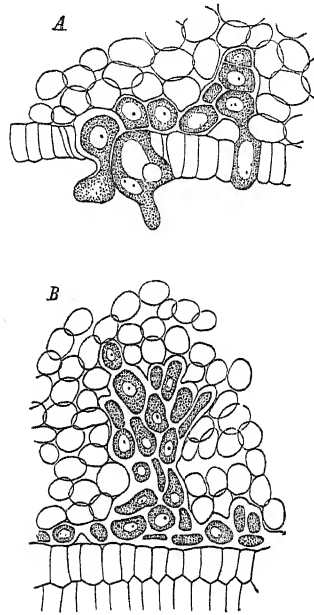


Fig. 108. Endospermhaustorien von *Bruguiera eriopetala*. A Ein Stückchen Integument mit anliegendem Palissadenepithel des Kotyledons und einigen Endospermzellen, welche zwischen die Epithelzellen eindringend die Verbindung mit den in das rundzellige Gewebe des Integuments vorgedrungenen Endospermzellen herstellen. — B Ein größeres Endospermhaustorium. (Nach Haberlandt.)

und verzweigt sich nach allen Seiten im Nucellus der Samenanlage, dringt sogar bis zur Plazenta vor; die benachbarten Zellen enthalten immer Stärke; die fast mycelartigen Auszweigungen der Kotylöidenzelle saugen die in der Samenanlage und den Plazenten noch befindlichen Nährstoffe auf, und diese werden dem Nährgewebe und dem Keimling zugeführt.

7. G. Haberlandt (Über die Ernährung der Keimlinge und die Bedeutung des Endosperms bei viviparen Mangrovepflanzen, Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg XII [1893] 91 ff.) stellte bei der javanischen Mangrovepflanze *Bruguiera eriopetala* fest, daß nach Aufsaugung des größten Teiles des Endosperms durch die 4 Kotyledonen der Oberfläche der letzteren noch einige halbblinsenförmige plasmareiche Endospermzellen anliegen, welche sich zu mehrzelligen scheibenförmigen Endospermiseln weiter entwickeln, die mit ihren Rändern verschmelzend ein- bis vielzellige Saugfortsätze in das lockere Parenchym des Integumentes hineinsenden (Fig. 108 B), an zahlreichen Zellen einzelne Endospermzellen zwischen die palissadenartig gestreckten Zellen der Keimblätter hineintreiben (Fig. 108 A) und so eine Verbindung zwischen diesen und dem Nährstoffe liefernden Integument herstellen.

Ferner vgl.: W. Hirsch, Untersuchungen über die Frage: Welche Einrichtungen bestehen behufs Überführung der in dem Speichergewebe der Samenanlage niedergelegten Reservestoffe in den Embryo bei der Keimung? Dissert., Berlin 1890.

Samenschale. Wie schon ein Überblick über die im alltäglichen Leben uns begegnenden Samen lehrt, sind die Samenschalen von außerordentlich mannigfacher Beschaffenheit, unendlich viel mehr, als bei den Gymnospermen. Hier sollen nur einige allgemeine Erscheinungen hervorgehoben werden. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß keineswegs immer, auch wenn

2 Samenschalen, eine innere (Tegmen) und eine äußere (Testa) vorhanden sind, diese genau dem inneren und äußeren Integument der Samenanlagen entsprechen. Es können sogar die äußeren Schichten des Nucellus sich an der Entwicklung der Samenschale beteiligen.

An der Samenschale heben sich gewöhnlich durch andere Beschaffenheit der Oberfläche ab: die Mikropyle, die Ansatzstelle des Funiculus als Nabel (Hilum), bisweilen auch die Raphe. Wulstartige Auswüchse des Integuments an der Mikropyle werden als Caruncula (Fig. 110), Auswüchse des Funiculus als Strophium bezeichnet; sie werden auch zu den Arillarbildungen gerechnet. Eine Raphe, welche die Chalaza mit dem Nabel verbindet, findet sich bei anatropen oder campylotropen Samen. G. Kayser (Pringsheims Jahrb. XXV [1893], 79—148, Taf. IV—VII) hat bei einer Anzahl Pflanzen, welche ein Integument besitzen, und ebenso bei anderen, welche mit 2 Integumenten an der Samenanlage versehen sind, die Entwicklung der Samenschale vergleichend unter-

sucht und im wesentlichen folgendes konstatiert. Wo nur ein Integument vorhanden ist, pflegt dieses von vornherein gegenüber dem Nucellus sich mächtig zu entwickeln. Der Nucellus wird frühzeitig durch den Embryosack absorbiert, so daß zur Zeit der Befruchtung kaum eine Spur desselben erhalten ist. Die Mehrzahl der Integumentschichten wird durch das sich bildende Nährgewebe (Endosperm) ausgesaugt und zu einem unkenntlichen Häutchen zusammengedrückt, während nur eine kleine Zahl von Schichten die Samenschale liefert. Bei den Samenanlagen mit 2 Integumenten kommt es sowohl vor, daß sich beide Integumente, wie auch jedes für sich an der Samenschale beteiligen. Reichliches Material zur Beurteilung dieser Fragen ist auch noch in folgenden Abhandlungen enthalten: M. Brandza, Recherches sur le développement des téguments séminaux des Angiospermes, Comptes rendus, Paris CX (1890) 1223—1225. — A. Meunier, Les téguments séminaux des Cyclospérmees I. in La Cellule t. VI (1890) 299—392, 7 pl. — Gewöhnlich wird aber das Gewebe des inneren Integumentes ausgesaugt, und es bildet zuletzt meist eine dünne, weiße häutige Schicht. Das äußere Integument kann in manchen Fällen auch nur eine dünne Schicht bilden, wie z. B. bei der Walnuß.

Unter den verschiedenen Samenformen sind die sehr kleinen feilspanartigen auffallend durch beiderseitige allmähliche Zuspitzung und zarthäutige, oft mit netzartiger Skulptur versehene Testa, welche gewöhnlich locker den Kern des Samens umschließt. Sie entwickeln sich aus anatropen Samenanlagen, deren äußeres Integument sich beiderseits oder nur an einem Ende \pm in die Länge zieht; sie finden sich oft bei feuchten Untergrund liebenden Pflanzen verschiedener Familien der Monokotylen und Dikotylen, z. B. Bromeliaceen, Burmanniaceen, Orchidaceen, Nepenthaceen, Droseraceen, Crassulaceen, Saxifragaceen, Ericaceen, Gentianaceen, Rubiaceen u. a. Infolge ihrer Gestalt dringen diese Samen leicht in den Boden ein (W. Hirt, Semina scobiformia, Inaugural-Dissertation, Zürich 1906).

Die Samenschale ist selten fleischig, meistens trocken. Wenn das erstere der Fall ist, so befindet sich wohl immer unter der fleischigen, äußeren, oft leicht abstreifbaren Samenschale eine krustige oder häutige, innere Samenschale (Araceen). Wenn dagegen die Samenschale trocken ist, dann ist dieselbe selten in allen Schichten gleichartig, zeigt vielmehr eine oft sehr weitgehende Differenzierung und die zierlichsten Verdickungsformen in den einzelnen Zellschichten. Die äußerste Schicht der trockenen Samenschale ist in der Regel mit mannigfachen, warzenförmigen, stachelförmigen, leistenförmigen Verdickungen versehen, welche für den Samen den Vorteil haben, daß sie bei starken Reibungen desselben die inneren Schichten schützen (vgl. R. Marloth, Über mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von außen, in Englers Bot. Jahrb. IV 1883). Häufig finden wir eine oder 2 Hartschichten, eine Quellungsschicht, Pigmentschichten und diese in verschiedener Lagerung, so z. B. beim Leinsamen (Fig. 109) 1.) eine quellungsfähige Epidermis, darunter 2.) eine Schicht aus 2 bis mehr Reihen dünnwandigen Parenchyms, 3.) eine Schicht Sklereiden mit bräunlichen Wandungen, 4.) eine Schicht aus einigen Reihen obliterierten Parenchyms (Nährschicht), darunter 5.) die aus einer Zellreihe bestehende Pigmentschicht. Dagegen finden wir bei den meisten *Leguminosae-Papilio-*

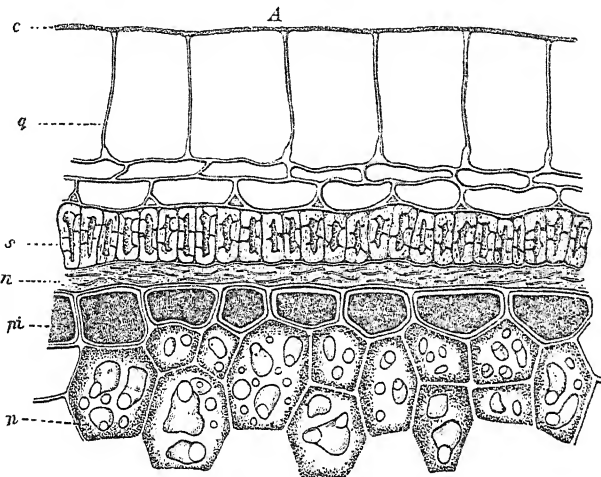


Fig. 109. Samenschale (Testa) von *Linum usitatissimum* L. mit Schleim-epidermis: die Testa reicht von *c* bis *pi*; *q* die von der Cuticula *c* überzogene, großzellige Epidermis, im gequollenen Zustand, ganz mit Schleim gefüllt; *s* die Hartschicht, aus Sklereiden bestehend; *n* die Nährschicht im obliterierten Zustand nach Verbrauch der Nährstoffe; *pi* die Pigmentschicht; *p* Endosperm. (Nach Frank.)

natae, z. B. bei *Trigonella foenum graecum* 1.) eine Schicht Palissadenzellen mit dicken Wänden, darunter 2.) dickwandige, unten breitere und zusammenschließende, oben durch Interzellularräume getrennte Trägerzellen, 3.) ein mehrschichtiges parenchymatisches Gewebe (Nährschicht).

Zu beachten ist auch, daß in die Samenschale mitunter zahlreiche Leitbündel verlaufen, so z. B. bei den Samen der Mandel und der Muskatnuß. Im allgemeinen sind die Schalen von Samen, welche aus dem Perikarp herausfallen, komplizierter gebaut als solche, die in der Frucht eingeschlossen bleiben. Namentlich finden wir Haarbildungen, Warzen und Stacheln sowie häutige Flügelbildungen bei vielen aus dem Perikarp herausfallenden Samen. Bei den meisten der angeführten Organisationen ist der Nutzen für die Samen und die sie produzierenden Pflanzen in die Augen springend. Die mechanische Bedeutung der Hartschichten für den Schutz des Embryos und des Nährgewebes ist selbstverständlich. Das aus Gerbstoffen sich entwickelnde Pigment ist bei vielen Samen nicht vorhanden, bei einzelnen Arten (*Phaseolus*, *Ricinus*) oft in unendlicher Mannigfaltigkeit entwickelt, nur von sekundärer Bedeutung. Im allgemeinen weniger beachtet, aber von großer Wichtigkeit für die Ökologie der Samen ist die Nährschicht der Samenschalen, sie ist »ein transitorisches Speichergewebe und besteht aus Parenchymzellen, deren Inhalt während des Reifungsprozesses zu sekundären Membranverdickungen anderer Gewebepartien der Samenschale verbraucht wird. Die Nährschicht tritt in einer oder in zwei durch Hartschichten getrennten Lagen auf. Im reifen Samen hat das Gewebe der Nährschicht seine Bestimmung erfüllt und ist meist ganz oder teilweise obliteriert« (Holfert, Die Nährschicht der Samenschalen, in Flora LXXIII. (1890) 279—313, Taf. XI, XII).

Die mit oberflächlichen verschleimenden Zellschichten versehenen Samen mehrerer Familien (*Cruciferae*, *Polemoniaceae*, *Labiatae*, *Nyctaginaceae*, *Plantago psyllium* u. a., *Linum usitatissimum*) haben den Vorteil, daß sie im Boden befestigt werden und daß ein gleichmäßiges Eindringen der primären Wurzel in die Erde erfolgt; gleichzeitig verhindern diese Schleimmassen auch das Vertrocknen des Keimes. (Vgl. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung.) Die Befestigung der Samen in dem Boden wird übrigens auch bei solchen Samen erreicht, welche mit Haaren und Borsten reichlich versehen sind. Andererseits dienen reichliche Haarbildung bei vielen Samen (so bei *Salix*, *Populus*, *Gossypium* usw.) sowie Flügelbildungen (*Bignoniaceae*, *Cinchona* usw.) zur weiteren oder beschränkteren Verbreitung der Samen durch den Wind (Anemochore Pflanzen). Hingegen sind Samen mit teilweise fleischiger Samenschale oder mit fleischigem Funiculus zur Verbreitung durch Vögel befähigt, während Samen mit öliger Samenschale (Liliaceen, wie *Puschkinia*, *Allium ursinum* usw.) oder mit einem Elaiosom (ölreichem Strophium oder solcher Caruncula, wie bei *Viola odorata*, *Scilla sibirica*, *Luzula pilosa*, *Primula acaulis* u. a.) durch Ameisen verschleppt werden (vgl. Sernander, Monographie der europäischen Myrmekochoren, in Kongl. Svenska Vetenskabs akademis Handlingar, XLI. 7. [1906], Ulbrich, Über europäische Myrmekochoren, in Verhandl. des Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg II (1907) 214—241; Deutsche Myrmekochoren, Th. Fisher, Leipzig 1919). Vgl. auch Verbreitungsmittel im Abschnitt XV. Die Früchte.

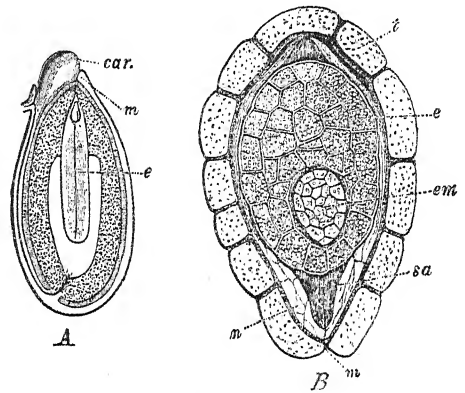


Fig. 110. Beispiele von Samenentwicklung. A Längsschnitt durch den halbreifen Samen von *Ricinus communis* L., bei car. die Caruncula neben der Mikropyle m, darunter das kleine Zäpfchen links Rest des Obturators; die äußerste helle Schicht und die darunterliegende schraffierte das äußere Integument, darunter die dickere punktierte Schicht das innere Integument, der weiße Körper der Nucellus, in welchen der langgestreckte Embryosack eingesenkt ist, am Mikropylende desselben der Embryo. — B Längsschnitt durch den reifen Samen von *Orobanche caryophyllacea* Smith; unter der Samenschale t bei n der Rest des Nucellus, bei sa Rest des Embryosackes, e Endosperm, em Embryo. (Nach Harz.)

Bei den Samen vieler Monokotyledonen ist eine Unterbrechung der Samenschale an der Stelle, wo der Keimling an sie herantritt, nachgewiesen worden. Die über der Radicula entstehende Öffnung wird zugleich durch einen harten Pfropf oder Deckel verschlossen, der z. B. bei *Elettaria* und anderen Zingiberaceen an den Arillus anschließt, nach innen keilförmig verjüngt oder halbkugelig gewölbt ist, einerseits das Eindringen von Wasser- und Schimmelpilzen in den Embryo verhindert, anderseits beim Keimen durch die mit dem Pfropf verwachsene Radicula leicht herausgeschoben wird. Tschirch (Physiologische Untersuchungen über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben, in Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg IX [1891] 156 ff.) hat solche Pfröpfe von Musaceen, Zingiberaceen und Marantaceen beschrieben und abgebildet.

Ähnliche Bildungen sind die Samendeckel bei den Commelinaceen, bei *Potamogeton* (Irmisch, in Zeitschr. f. ges. Naturw. 1878, Taf. VIII), *Typha*, *Sparganium* (Hegelmaier, Zur Entwicklungsgeschichte monokotyledoner Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel, Bot. Zeit. 1874, S. 689 ff.), *Pistia* (Engler, in Pflanzenreich IV. 23 F. Fig. 63 J, K) und *Lemna* (Hegelmaier, Die Lemnaceen, Leipzig 1868), welche letzteren sich aus den Enden der Integumente entwickeln und als Opercula bezeichnet werden. Tschirch weist dann auch noch auf pfropfähnliche Bildungen bei der Cyperacee *Cladium mariscus* und bei den Restionaceen *Restio* und *Cinnamois virgata* hin. Es ist aber wohl zu beachten, daß bei Palmen die Durchbruchsstelle für den Keimling sich über demselben im Endokarp der Frucht durch schwächere Entwicklung des letzteren ausbildet.

Arillarbildungen*). Nicht selten sind an den Samen hypertrophische Bildungen. Solche finden wir bisweilen an dem Integumente unmittelbar an der Mikropyle, so bei *Euphorbiaceae* und *Polygala*; diese Bildung wird als Caruncula bezeichnet, während am Funiculus entstehende Gewebepolster Strophiola genannt werden, so bei *Chelidonium*, *Corydalis*, *Asarum europaeum*, bei letzterem auf der ganzen Außenseite des Funiculus. Bei *Opuntia* entstehen an der Außenfläche des Funiculus stark herauswachsende papillenförmige Auswüchse, welche eine gallertartige Masse bilden, in der die Samen eingebettet sind. Sehr eigenartig ist die an den Samen der australischen *Acacia melanoxylon* nach der Befruchtung eintretende, bis 5 cm starke Verlängerung des mehrfach hin und her gekrümmten Funiculus (Hildebrand, in Ber. der d. bot. Ges. I [1888] 461, Taf. XIII, Fig. 10—13). Sodann können aber auch von verschiedenen Stellen des Integumentes aus, vom Nabel, von der Mikropyle, von der Raphe her lappige und sackartige fleischige Auswüchse entstehen, welche als Samenmantel oder Arillus angesprochen werden. Eine sehr eigenartige Arillarbildung als Ersatz der Samenschale findet sich bei *Opuntia* und wurde von Planchon, neuerdings von Goebel (Organographie, 2. Aufl. III, S. 1739, 1740) beschrieben. An dem stark einwärts gekrümmten Funiculus treten schon vor der Befruchtung zwei flügelartige Auswüchse auf, welche die ganze Samenanlage umhüllen und als harte Schale nur eine enge Spalte lassen, durch welche die Pollenschläuche zur Mikropyle wachsen müssen und nach der Befruchtung die Keimwurzel des Embryos austritt. Diese Arillarbildungen besitzen in der Regel auffallende Färbung, meistens gelb oder chromgelb bis orangefarben, bisweilen hellblau (*Ravenala madagascariensis*) oder karminrot (*Ravenala guianensis*); sie finden sich häufig an Samen aufspringender Früchte und locken dadurch Vögel an, die Samen wegzuholen, wie dies

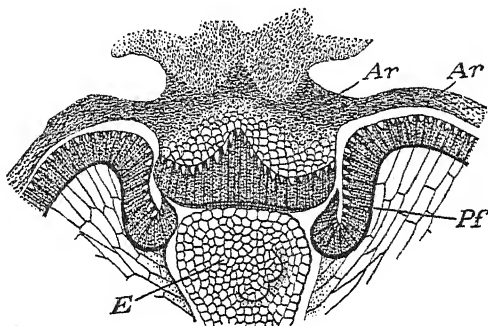


Fig. 111. *Elettaria speciosa* Blume. Oberer Teil des Samens im Längsschnitt. A Arillus, Pf Pfropf, E Radicularende des Embryos. (Nach Tschirch.)

*) Zusammenfassende Studien über diesen Gegenstand finden sich bei J. E. Planchon, Mémoire sur le développement et les caractères des vrais et des faux arilles, Montpellier 1894; A. Pfeiffer, Die Arillargebilde der Pflanzensamen, in Englers Bot. Jahrb. XIII (1891) 492—540, Taf. VI.

z. B. bei unserem einheimischen *Evonymus europaeus*, dem Pfaffenhütchen, der Fall ist. Bei tropischen Pflanzen sind große, lebhaft gelbe oder orangefarbige Arillen recht häufig, so z. B. bei *Musaceae*, *Zingiberaceae*, *Marantaceae*, *Anonaceae*, *Myristicaceae*, *Connaraceae*, mehreren *Leguminosae*, *Sapindaceae*, *Guttiferae*. Die biologische Bedeutung der Arillarbildungen für die Pflanzen ist sehr augenscheinlich. Bei vielen Samen dienen die Arillen zunächst als Schwellkörper, welche die Fruchtwandung sprengen, dann als Anlockungsmittel, die größeren zur Anlockung von Vögeln, die kleineren zur Anlockung von den Elaiosomen nachstellenden Ameisen, welche so wie die Vögel zur Verschleppung der Samen an Stellen beitragen, an denen sie keimen und ihren Embryo weiter entwickeln können. Bei den Samen von *Nymphaeaceen* dient der Arillus als Schwimmapparat. Daß lange Haare und flügelartige Bildungen an Samen auch der Verbreitung von Samen dienen, ist allgemein bekannt.

Schließlich mag hier noch hingewiesen werden auf eine auffallende Pseudoarillarbildung der Burseraceen-Gattung *Commiphora*, welche darin besteht, daß sich am Grunde

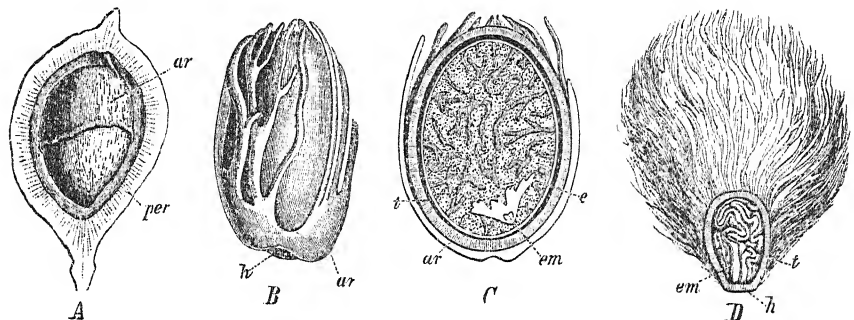


Fig. 112. Arillarbildungen und Haarentwicklung an Samen. A *Copaifera* spec. — B, C *Myristica fragrans* Houtt., B der Same mit seinem Arillus; C derselbe im Längsschnitt, zeigt das tief gefurchte Nährgewebe oder Endosperm und den Embryo. — D *Gossypium herbaceum* L., Längsschnitt des lang behaarten Samens. — In allen Figuren: per Pericarp, h Nabel, t Samenschale, ar Arillus, e Nährgewebe, em Embryo.

des Endokarps ein fleischiger orangefarbener Wulst entwickelt, welcher dasselbe zur Hälfte umhüllt oder auch manchmal längs den Kanten sich in die Höhe zieht und nach dem Sprengen und Abwerfen des Endokarps am Grunde des Exokarps oder an dessen Kanten stehen bleibt (siehe Engler, Pflanzenwelt Afrikas III. 1. Fig. 371, 372, in Engl. u. Drude, Veget. d. Erde, IX [1915]).

XIII. Bastarde, Xenien.

Bastarde. Theoretisch ist in allen Abteilungen des Pflanzenreichs, bei denen geschlechtliche Fortpflanzung vorkommt, die Bildung von Bastarden möglich und in neuerer Zeit auch bei Pteridophyten, Bryophyten und Algen (*Fucaceen*) nachgewiesen worden, nachdem seit Linné besonders den Bastarden der Angiospermen Beachtung geschenkt worden war. Aus älterer Zeit sind hauptsächlich drei Schriften als klassisch für die Bastardkunde zu bezeichnen: Koelreuter, Vorläufige Nachrichten von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen (1761—66), abgedruckt in Ostwalds Klassiker Nr. 41. — G. J. Mendel, Versuche über Pflanzen-Hybriden, Verh. d. Naturf. Verein in Brünn X (1865), Abh. S. 1 (abgedr. in Flora 1901 und in Ostwalds Klassiker der exakt. Wiss. Nr. 121). — Focke, Die Pflanzenmischlinge, Berlin 1881. — Das richtige Verständnis für die Entstehung der Bastarde konnte wie das für die Fortpflanzung überhaupt erst gewonnen werden, als die zytologischen Vorgänge (das Verhalten der ♂ und ♀ Zellkerne) beim Befruchtungsakt ermittelt worden waren. Es ist zum mindesten wahrscheinlich geworden, daß die Anlagen oder Gene für die Eigenschaften einer Pflanze an die Chromosomen der Zellkerne, welche bei dem Befruchtungsakt zusammentreten, gebunden sind. Handelt es sich bei der Befruchtung nun um das Zusammentreten von Sexualzellen zweier verschiedener Sippen (Gattungen, Arten, Unter-

arten, Varietäten, Rassen), dann entstehen, im Gegensatz zu den Erzeugnissen von Sippen vollkommen gleichen Ursprungs (den Homozygoten), Heterozygoten, Bastarde (Hybride, Blendlinge), welche die Eigenschaften der beiden Eltern in sich \pm vereinigen. Sie sind oft zwischen den Eltern vollkommen intermediär, mit sich gegenseitig durchdringenden Eigenschaften derselben, anderseits aber bald mehr dem Vater, bald mehr der Mutter ähnlich. Nicht selten treten auch neue Eigenschaften auf, sehr häufig geringere Fruchtbarkeit oder absolute Sterilität, aber auch kräftigere, üppigere Entwicklung der Blätter und Blüten, sowie größere Neigung zur Varietätenbildung. Aus diesem Grunde spielt auch die Bastardierung eine hervorragende Rolle in der Gärtnerei, in der Züchtung aller Nutz- und Zierpflanzen.

Aber mindestens ebenso wichtig sind die Bastarde für unsere theoretischen Anschauungen von der Vererbung*). In dieser Beziehung war grundlegend die oben zitierte Abhandlung von G. Mendel, welcher Bastardierungen von Rassen mit augenfälligen Eigenschaften vornahm und dieselben an mehreren aufeinanderfolgenden Generationen mit Kontrolle aller gezüchteten Individuen feststellte. Den homodynamen, eine Mittelbildung darstellenden Bastarden stehen die heterodynamen gegenüber, bei denen Prävalenz hervortritt, indem das eine Merkmal der Eltern dominiert, das andere rezessiv ist. Dieses letztere Merkmal ist nicht verschwunden, sondern in der ersten Generation nur latent, erscheint aber wieder in der zweiten Generation. Mendel hat nun bei Rassenhybriden eine Spaltungsregel entdeckt, wonach der Mischcharakter in die Merkmale der Elternindividuen in der Weise spaltet, daß das Verhältnis der den Mischcharakter zeigenden Individuen zu den mit den Merkmalen der Eltern ausgestatteten der Formel $2 : 1 : 1$ entspricht. Die mit der Eigenschaft der Eltern versehenen Individuen ergeben unter sich gekreuzt nur Nachkommen mit den elterlichen Merkmalen, hingegen ergeben die Mischcharakter zeigenden Formen unter sich gekreuzt wieder dreierlei Nachkommen im Verhältnis von $2 : 1 : 1$. Schematisch ist dies (nach Bauer) folgender-

1. Generation	2. Generation	3. Generation	4. Generation	5. Generation
	1 weiß \Rightarrow	4 weiß \Rightarrow	16 weiß \Rightarrow	64 weiß
		2 weiß \Rightarrow	8 weiß \Rightarrow	32 weiß
			4 weiß \Rightarrow	16 weiß
1 rosa	2 rosa	4 rosa	8 rosa	16 rosa
				8 rot
			4 rot \Rightarrow	16 rot
		2 rot \Rightarrow	8 rot \Rightarrow	32 rot
	1 rot \Rightarrow	4 rot \Rightarrow	16 rot \Rightarrow	64 rot

maßen für die Bastardierung weißblütiger mit rotblütiger *Mirabilis jalapa* ausgedrückt worden, aus der zunächst eine erste allein rosablütige Mischrasse entstanden war, von der ein Individuum den Ausgang für die folgende Züchtung bildet, bei der zur Übersicht des Schemas immer nur 4 Nachkommen von jeder Pflanze angenommen werden.

Die Erklärung für das geschilderte Verhalten hat Mendel selbst aufgestellt, indem er annahm, daß jeder Bastard zweier Rassen zweierlei Arten von Sexualzellen bilde, und zwar 50% väterliche und 50% mütterliche. Ein Bastard Ff einer rotblühenden und einer gelblichblühenden Rasse bildet 50% Sexualzellen von der Art F , mit der Fähigkeit, die rote Farbe zu übertragen, und 50% von der Art f , mit der Fähigkeit, gelblich zu übertragen, und zwar bildet er zweierlei σ und zweierlei φ Sexualzellen. Wird nun der Bastard Ff mit seinem eigenen Blütenstaub befruchtet, dann können verschiedene Kombinationen entstehen: Eizelle F mit Pollenkorn F = Individuum FF , Eizelle F mit Pollenkorn f = Individuum Ff , Eizelle f mit Pollenkorn F = Individuum fF , Eizelle f mit Pollenkorn f = Individuum ff . Alle vier Kombinationen haben die gleiche Wahrscheinlichkeit ihres Entstehens; man hat also zu erwarten $\frac{1}{4}$ oder 25% FF , 25% ff , 25% Ff , 25% fF oder $2 \times 25 = 50\%$ Ff .

*) Es möge noch besonders hervorgehoben werden, daß hier absichtlich nicht ausführlich auf die in neuerer Zeit so hoch entwickelte und so weit ausschauende Vererbungslehre eingegangen wird. Auch wird bei Anführung der Literatur die äußerste Beschränkung inne gehalten.

Mendel hat auch seine Theorie an einem Rückkreuzungsversuch geprüft, den Baur mit Rassen von *Antirrhinum majus* ausführte. Wird ein Bastard Ff mit rötlichen Blüten befruchtet mit dem Pollen einer Pflanze ff mit elfenbeinfarbenen Blüten, dann stehen nach Mendels Theorie im Bastard 50% Eizellen, welche die rötliche Blütenfarbe übertragen können, und 50% Eizellen, welche die Elfenbeinfarbe bedingen, zur Verfügung für die Befruchtung mit dem Pollen von ff , von dem 100% zur Erzeugung der Elfenbeinfarbe befähigt sind. Somit müssen 50% Nachkommen erzeugt werden durch Vereinigung eines F -Eikerns mit dem Spermakern eines f -Pollenkorns und 50% durch Vereinigung eines f -Eikerns mit dem Spermakern eines f -Pollenkorns. Dieser Erwartung entsprach das Resultat mit der Entstehung von 50% blaßroten heterozygotischen und 50% homozygotischen Pflanzen mit elfenbeinfarbenen Blüten.

Wenn die Elternindividuen in zwei oder mehreren Merkmalen verschieden sind, so zeigt sich die Selbständigkeit (Autonomie) der Merkmale auch darin, daß neue Kombinationen der Merkmale in den Nachkommen auftreten.

Interessant ist es, daß Mendels Entdeckungen bis 1900 wenig Beachtung fanden und dann auf einmal gleichzeitig von De Vries, Correns und Tschermak neu entdeckt, zu immer weiter ausgedehnten und tiefer eindringenden Forschungen Veranlassung gaben, die jetzt ein selbständiges Gebiet der Biologie darstellen, an dessen weiterem Ausbau sich Hunderte von Forschern (Genetiker) aller Kulturvölker beteiligen. Es ist hier nicht der Ort für ein weiteres Eingehen auf die vielen Fragen, welche bei diesen Forschungen in Betracht kommen. Es sei aber auf einige Arbeiten verwiesen, in denen Interessenten Belehrung finden: H. de Vries, Das Spaltungsgesetz der Bastarde (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XVIII [1900] 83); derselbe, Die Mutationstheorie (1903). — C. Correns, G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XVIII [1900] 158); Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungswissenschaft aus periodischen Schriften 1899—1924. Berlin 1924. — E. v. Tschermak, Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*, Zeitschr. f. landw. Versuchswesen in Österreich (1900). — Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre (1913). — E. Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 1. Aufl. (1911), 3. Aufl. (1919). — Correns, Die neuen Vererbungsgesetze (1912). — Bateson, Mendels Vererbungstheorien, aus dem Engl. übersetzt von Alma Winkler (1914). — Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Berlin (1909—1925).

Xenien. Die »doppelte« Befruchtung führt bei Fremdbestäubung einer Rasse mit dem Pollen einer anderen zur Bildung sogenannter Xenien, das sind Samen, welche im Gegensatz zu den homozygotisch erzeugten Samen der Mutterpflanze Eigenschaften der Samen der väterlichen Pflanze in höherem oder geringerem Grade aufweisen, infolge der Befruchtung ihrer Embryosackkerne durch den zweiten Spermakern des Pollens der väterlichen Pflanze. Das bekannteste Beispiel liefert der Mais, von dessen zahlreichen Rassen mit blauen bis violetten Früchten einige existieren, bei denen das Endosperm unter der blau bis violett gefärbten Kleberschicht wie viele andere Rassen nur stärkehaltige Zellen enthält, während die Zuckermaisrassen einen gummiähnlichen Stoff, Dextrin, und oft noch etwas Stärke enthalten. C. Correns (Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien, in Bibliotheca botanica LIII [1901]) hat nun durch sehr gründliche, über einige Jahre sich ausdehnende Untersuchungen und Bastardierungsversuche hauptsächlich folgende Ergebnisse erzielt: »1. Bei jeder der untersuchten (13) Maisrassen läßt sich wenigstens eine Eigenschaft des Kornes durch die Bestäubung mit dem Pollen einer passend gewählten zweiten Rasse direkt abändern, doch fällt diese Abänderung oft wenig in die Augen oder trifft nur einen Teil der Körner. 2. Der Pollen jeder der untersuchten Rassen ist in stände, mindestens einen Teil der Körner einer passend gewählten anderen Rasse wenigstens in einer Eigenschaft abzuändern. Nur der weiße Futtermais blieb fast wirkungslos. 3. Es treten bei den bestäubten Pflanzen nur solche neue Eigenschaften auf, die jene Rasse, welche den Pollen geliefert hat, besitzt, keine ganz neuen. 4. Der abändernde Einfluß der fremden Pollen geht nie über das Korn hinaus und äußert sich bei diesem (abgesehen vom Embryo) nur am Endosperm. 5. Der direkte Einfluß des Pollens ist am auffälligsten bei der Farbe der Kleberschicht und der des übrigen Endosperms, ferner bei der chemischen Beschaffenheit des Reservematerials in ihm, ist aber auch nachweisbar im Gewichtsverhältnis des Embryos und Endosperms und, bis zu einem gewissen Grade, bei der physikalischen Be-

schaffenheit des Endosperms.“ — Auch ist noch folgender Satz 14 aus der vorläufigen Mitteilung über die Xenien bei *Zea mays* (in Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XVII [1899] 413) von allgemeinerem Interesse: »Die Xenien kommen entweder dadurch zustande, daß ein Farbstoff ausgebildet wird, den die Rasse sonst nicht bildet, oder dadurch, daß eine kompliziertere chemische Verbindung (Stärke) statt einer weniger komplizierten (»Schleim«, Dextrin?) abgelagert wird; nie umgekehrt dadurch, daß die Farbstoffbildung verhindert oder eine einfachere Substanz statt einer komplizierteren abgelagert würde.« So erscheinen also als Xenien blaue Caryopsen in Kolben einer gelbfrüchtigen Rasse, nur stärkeführende Caryopsen in Kolben einer Zuckermaisart.

Zusammenstellungen von bekannt gewordenen Xenienbildungen, die aber alle noch genauerer Prüfung bedürfen, findet man in dem Werk von Focke, Die Pflanzenmischlinge, Berlin 1881, und bei G. Beck von Mannagetta, Über Mischfrüchte (Xenien) und deren Entstehung, Wiener Illustrierte Gartenzeitung, April 1895.

Da nicht selten Bastarde fruchtbar werden, so ist, wie namentlich Kerner von Marilaun dargetan hat, nicht zu bezweifeln, daß einzelne Bastarde zu Arten geworden sind, welche sich selbständig fortpflanzen können, wie z. B. *Rhododendron intermedium* (= *Rh. ferrugineum* × *hirsutum*), *Salvia silvestris* (= *S. nemorosa* × *pratensis*), *Nuphar intermedium* (= *N. luteum* × *pumilum*), *Primula variabilis* (= *P. acaulis* × *officinalis*), *Linaria stricta* (= *L. striata* × *vulgaris*).

Ferner ist auch experimentell nachgewiesen, daß fruchtbare Bastarde von *Salix* mit einer dritten Art oder mit einem andern Bastard befruchtet, Nachkommen geben, und Wichura hat sogar einen Bastard erzogen, an dem 6 Arten beteiligt waren, nämlich *Salix* (*daphnoides* × *caprea*) × ([*purpurea* × *viminialis*] × [*lapponum* × *silesiaca*]). — Vgl. auch Heribert-Nilsson, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix* (Lund 1918).

XIV. Samenerzeugung auf ungeschlechtlichem Wege.

Apogamie, Aposporie und adventive Embryobildung
einschl. Nucellarembryonie.

Apogamie. Da die geschlechtliche Fortpflanzung bei allen Organismen wegen der dabei stattfindenden Verschmelzung zweier Keimzellen als Amphimixis bezeichnet wird, so sind die hierbei entstehenden Embryonen amphimiktische. Wenn aber Embryonen auf anderem Wege, nur aus einer Zelle des Gametophyten hervorgehen, dann sind sie apomiktisch entstanden und zugleich apogam. Man unterscheidet mit Strasburger und Ernst (Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich [1918] 157) oogene Apogamie, wenn der apomiktische Embryo aus der Eizelle hervorgeht, somatische Apogamie, wenn der Embryo aus einer oder mehreren anderen Zellen des Gametophyten seinen Ursprung nimmt. Es ist aber darauf hinzuweisen, daß auch eine andere Terminologie, welche von Hans Winkler in seiner Abhandlung Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich (in Lotz, Progressus rei botanicae 1908) S. 303 vorgeschlagen wurde, Geltung gefunden hat. Danach wird hauptsächlich berücksichtigt, ob ein Embryo oder Sporophyt aus vegetativen Zellen eines Gametophyten hervorgeht oder aus einer Eizelle. Im ersten Falle spricht Winkler von Apogamie, im zweiten von Parthenogenesis; er unterscheidet dann somatische und generative Apogamie, sowie somatische und generative Parthenogenesis, je nachdem die vegetative oder die Eizelle mit der diploiden unreduzierten Chromosomenzahl oder der haploiden (einfachen) ausgestattet ist. Nach der Strasburgerschen, von Ernst übernommenen Auffassung handelt es sich bei den Angiospermen überhaupt nicht um Parthenogenesis, sondern nur um Apogamie, die entweder somatisch oder oogen ist, das letztere, wenn eine diploide Eizelle zum Sporophyten oder Embryo wird.

Oogene Apogamie (somatische Parthenogenesis nach Hans Winkler). Diese wurde zuerst beobachtet von Juel (Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* [L.] R. Br., in Bot. Centralbl. LXXIV [1898] 369—372; Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*, in Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. XXXIII Nr. 5 [1900] 1—39). Sie wird auch ohne genauere Untersuchung angegeben oder vermutet von einigen amerikanischen Botanikern bei

mehreren amerikanischen Arten, doch kommt sie nicht vor bei *Antennaria dioica* (L.) Gärt. Während bei letzterer die Embryosackmutterzelle sich normal mit Reduktions- teilung in 4 Tochterzellen teilt, von denen die unterste zum Embryosack wird, wird bei *A. alpina* die Embryosackmutterzelle ohne Reduktionsteilung direkt zum Embryosack, dessen Eiapparat und übrigen Zellen diploid sind.

1901 und 1902 folgten die eingehenden Abhandlungen Murbecks: Partheno- genetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*, Lunds Univ. Årsskrift XXXVI, Afdeln. 2 Nr. 7 (1901), und Über Anomalien im Bau des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchimilla*, Lunds Univ. Årsskrift XXXVIII, Afdeln. 2 (1902). Seit dem Jahre 1891 hatte Buser die Aufmerksamkeit der Botaniker

darauf hingelenkt, daß mehrere von Linné unterschiedene Arten der Gat- tung *Alchimilla* Sammelarten sind, von denen jede eine ganze Anzahl selbständi- ger Sippen umfaßt, welche sich durch mehrere konstante und erbliche Merkmale unterscheiden. Sie erzeugen trotz viel- fachen Zusammenvorkommens keine Ba- starde und sind, wie zuerst Murbeck 1901 gezeigt hat, apogam. Der Pollen dieser Pflanzen ist durchaus steril, und bei der Tetradenteilung einer Archespo- rözelle findet keine Reduktion der Chromo- somenzahl statt, ebensowenig bei der Entwicklung des Eiapparates, so daß also die Eizelle wie alle übrigen Zellen im Embryosack und dem Sporophyten dip- loid ist (Fig. 113).

J. B. Overton wies in zwei Ab- handlungen (Parthenogenesis in *Thalic- trum purpurascens*, Bot. Gazette XXXIII (1902) 363—375 und Über Parthenogene- sis bei *Thalictrum purpurascens*, Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. XXII (1904) 274—283) das Vorkommen von oogener Apogamie (somatischer oder diploider Parthenogenesis) bei dieser diözischen Pflanze nach, stellte aber zugleich fest, daß im Freiland dieselbe Art nach normaler Befruchtung Samen erzeugt. Auch *Th. Fendleri* Engelm. ist oogen apogam.

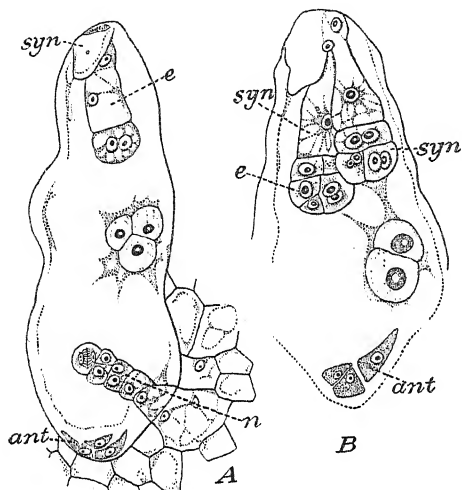


Fig. 113. *A* *Alchimilla pastoralis* Buser; im unteren Teil des Embryosacks sogenannte adventive Entwick- lung eines Embryos aus einer in den Embryosack eindringenden Zelle des Nucellus (*n*); am oberen Ende Embryobildung aus einer unbefruchteten Eizelle (*e*) mit diploider Chromosomenzahl (oogene Apogamie). — *B* *A. sericata* Rehb.; der eine Embryo (*syn*) hervor- gegangen aus einer Synergide (Apogamie), der andere (*e*) aus einer Eizelle mit doppelter Chromosomenzahl (oogene Apogamie [Terminologie von Strasburger und Ernst], somatische Parthenogenesis [Termino- logie von H. Winkler]). (Nach Murbeck.)

Raunkiaer (Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebotte, Botan. Tidsskr. XXV (1903) 109—140; Raunkiaer og Ostensfeld, Kastreringsforsøg med *Hieracium* og andre *Cichorieae*, ebenda 409—413) hatte den guten Gedanken, die von Andersson und Hesselmann ausgesprochene Vermutung, daß auf Spitzbergen einheimische *Taraxacum* sich parthenogenetisch fortpflanzen, durch den einfachen Versuch der Kastrierung der Blüten über dem Fruchtknoten vor der Öffnung der Antheren und Entfaltung der Narben zu prüfen; es ergab sich hiernach Reifung der Fruchtknoten zu Achenien. Kirchner, Murbeck und namentlich Juel zeigten, daß nach Ausbleiben der Reduktions- teilung die diploide Eizelle sich parthenogenetisch zum Embryo entwickelt. Raun- kiaer, Ostensfeld und auch Overton fanden 1903 und 1904 nach mehrfachen Versuchen mit zahlreichen Gattungen der Compositen, daß ein großer Teil der Arten von *Hieracium*, sowohl der Untergattung *Archieracium* wie der *Pilosella*, ebenfalls somatisch- parthenogenetisch sind, während eine Anzahl Arten, wie diejenigen der Sektion *Steno- theca*, *H. umbellatum* und *H. auricula*, sich nur geschlechtlich fortpflanzen. Besonders interessant aber ist es, daß Ostensfelds Bastardierungsversuche (Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwicklung bei der Gattung *Hieracium*, Ber. d. deutsch. botan. Ge-

sellsch. XXII [1904] 537—541; Castration and Hybridisation Experiments with some species of *Hieracia*, Botan. Tidskr. XXVII [1906] 225—248) bei Arten Erfolg hatten, von denen somatische Parthenogenesis festgestellt worden war. Dieselben müssen also, wie *Thalictrum purpurascens*, sich auch geschlechtlich fortpflanzen können. Dieses eigentümliche Verhalten hat durch die Forschungen Rosenbergs (Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*, Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. XXIV [1906] 157—161; Cytological studies on the Apogamy in *Hieracium*, Botan. Tidskr. XXVIII [1907] 143—170) Aufklärung gefunden. Rosenberg fand bei *H. flagellare* Willd. normale Entwicklung der Mikrosporen und auch bisweilen normale Megasporenentwicklung aus einem einzelligen Archespor, welches nur noch mit der Epidermis den Nucellus bildet; es kommt dann weiter zur Entwicklung eines normalen Embryosackes mit haploiden Zellkernen. Auf demselben Individuum, ja bisweilen in demselben Blütenköpfchen tritt aber auch Aposporie auf, die im übrigen bei der genannten Art fast zur Regel geworden ist. Die Megasporenentwicklung kommt meist schon vor oder erst nach der Tetradenteilung zum Stillstand, und eine sich stark vergrößernde Zelle der Epidermis des Nucellus oder der Chalazaregion oder des Integuments wird zum Embryosack (Fig. 114 A, B), in dem sich aus einer diploiden Eizelle ein somatisch-parthenogenetischer Embryo entwickelt. Interessant ist, daß bisweilen in derselben Samenanlage ein haploider und ein aposporer diploider Embryosack nebeneinander vorkommen (Fig. 114 C, D). Auch bei *H. excellens* kommen haploide und diploide Embryosäcke vor, doch sind die haploiden häufiger als bei *H. flagellare* Willd.; darum konnte Ostefeld bei Bestäubung des *H. excellens* mit Pollen von *H. aurantiacum* L. Bastarde erhalten.

Weiter fand Hans Winkler oogene Apogamie (diploide oder somatische Parthenogenesis) bei der Thymelaeacee *Wistroomia indica* (L.) C. A. Mey. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. XXII [1904] 573—580; Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, 2. sér. V [1906] 208—276.) Die Entwicklung der Mikrosporen verläuft sehr selten normal und die Embryosackmutterzelle wird direkt zum diploiden Embryosack. Schließlich sind noch zu erwähnen: *Ficus hirta* Vahl (Treub, L'organe femelle et l'embryogenèse dans le *Ficus hirta*, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg 2. sér. III [1902] 124—157.) — *Balanophora elongata* Bl. und *B. globosa* Jungb., *Helosis guyanensis* Rich. (A. Ernst, Embryobildung bei *Balanophora*, in Flora CVI [1913] 129—159, und Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich, S. 307, 310, 488). — *Houttuynia cordata* Thunb. (Shibata und Miyake, Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*, The bot. Magazine, XXII [Tokyo 1908] 141—144). — *Burmannia coelestis* Don (Ernst, Apogamie bei *Burmannia coelestis*, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXVII [1909] 157—168; Ernst und Bernard, Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis*, Ann. Buitenzorg, 2. sér. XI [1912] 234—257). — *Elatostema acuminatum* Brongn. und *E. sessile* Forst. (Treub, L'apogamie de l'*Elatostema acuminatum*, Ann. Buitenzorg 2. sér. V [1906] 141—152; Strasburger, Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen, in Pringsheims Jahrb. f. wissenschaft. Botanik XLVII [1910] 245—288.) — *Sciaphila* spec. (Triuridaceae) (Wirz, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von

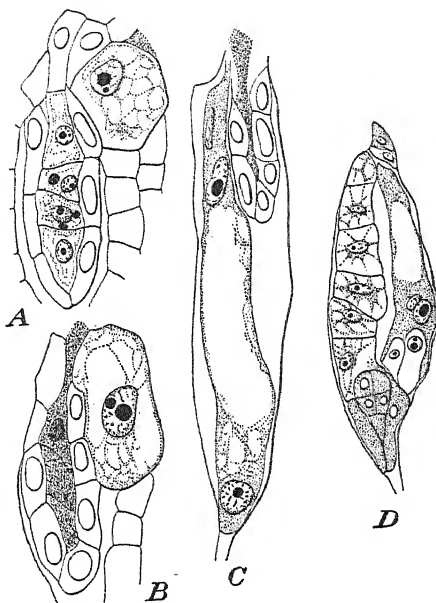


Fig. 114. *Hieracium flagellare* Willd. A Aus dem Archespor hervorgegangene Tetrade von Megasporen, in B degeneriert, rechts oben eine sich vergrößernde Zelle der Chalazaregion. C Zweikerniger Embryosack, hervorgegangen aus der somatischen großen Zelle, daneben der Nucellus mit der degenerierten Megasporenanlage. D Innerer Teil des Nucellus mit einem aposporen, einen Embryo enthaltenden Embryosack (links) und einem nicht befruchteten normalen Embryosack (rechts). (Nach Rosenberg 1907.)

Sciaphila sp. und von *Epirhizanthus elongata* Bl., Flora CI (1910) 395—446). — *Salomonica cylindrica* (Bl.) Chod., *Epirhizanthus cylindrica* Bl. (Polygalaceae) (Schadowsky, Beiträge zur Embryologie der Gattung *Epirhizanthus* Bl., Biol. Zeitschr. II. Heft 1, S. 29—55; Deutsches Résumé S. 51—55, Moskau 1911). — *Chondrilla juncea* L. (Rosenberg, Über die Apogamie von *Chondrilla juncea*, Svensk Bot. Tidsskrift VI. [1912] 915 bis 919). — *Eupatorium glandulosum* Humb. Bonpl. et Kunth (Holmgren, Apogamie in der Gattung *Eupatorium*, Svensk Bot. Tidsskrift X [1916] 263—268) und andere mehr.

Von den hier angeführten Abhandlungen sind von besonderer Wichtigkeit die auf die polymorphen Gattungen *Antennaria*, *Alchimilla*, *Taraxacum* und *Hieracium* sich erstreckenden. Juel hat zuerst den Gedanken ausgesprochen, daß die Oo-Apogamie von *Antennaria alpina* wahrscheinlich darauf zurückzuführen sei, daß sie hybriden Ursprungs ist. Grund für diese Annahme ist, daß die ♂ Pflanze sehr selten ist und entweder gar keinen Pollen oder nur eine geringe Menge gänzlich abnormen Pollens enthält. Ferner ergibt ein Vergleich der *A. alpina* mit den in ihrem Verbreitungsgebiet vorkommenden Arten derselben Gattung, insbesondere *A. dioica* (L.) Gärt., *A. carpathica* (Wg.) Bl. et Fingh. und *A. monocephala* (Torr. et Gr.) DC., daß die Möglichkeit eines hybriden Ursprungs von *A. alpina* nicht ausgeschlossen ist, daß sie vermutlich ihre Entstehung einer Kreuzung von *A. dioica* und *A. carpathica* oder *A. monocephala* verdankt. Wenn dies der Fall, so müssen die ersten Exemplare von *A. alpina* als durch Hybridation entstandene Embryonen in typischen, mit reduzierter Chromosomenzahl versehenen Embryosäcken eines der Eltern entstanden sein. Der erste Fortpflanzungsakt dieser hybriden Exemplare sollte in Sporenbildung bestehen, und hier dürfte die abweichende Fortpflanzungsweise der Art zum erstenmal aufgetreten sein. Im Pollensack fand keine oder nur abnorme Pollenbildung statt, aber der Nucellus wurde fertil, indem eine Zelle im Archospor, die Embryosackmutterzelle, sich zum Gametophyten (mit der Chromosomenzahl des Sporophyten) entwickelte. A. Ernst hat in seinem Werk: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich (1918), die Hypothese von der Bastardierung als Ursache der Apogamie auf Grund seiner Entdeckungen bei *Chara crinita* und eingehender Prüfung der oben besprochenen Forschungen über *Antennaria*, *Alchimilla* und *Hieracium* weiter ausgeführt. Er zeigt, wie bei *Alchimilla* die Tatsachen weniger für Strasburgers Annahme sprechen, daß auch in den sexuell potenten Arten der *Alchimillae alpinæ* bereits latente apogame Anlagen vertreten seien, die bei der Bastardierung aktiv werden, als vielmehr dafür, daß die artfremde Befruchtung selbst Ursache der Entstehung dieser apogamen Bastarde ist. Bei der Apogamie von *Hieracium* fällt nach A. Ernst ins Gewicht, daß ein Teil der durch Kreuzung entstandenen Bastarde gänzlich steril war; es ist also wahrscheinlich, daß Sterilität und Apogamie dieser *Hieracium*-Bastarde als Folge der Bastardierung auftreten.

Es ist ferner schon Strasburger (1904) und Rosenberg (1907) aufgefallen, daß in den allermeisten Fällen von Oo-Apogamie hohe Chromosomenzahlen zu konstatieren sind; diesem Verhalten ist nun Ernst (a. a. O. S. 320 ff.) gründlich nachgegangen und hat namentlich die Chromosomenzahl der apogamen Pflanzen mit derjenigen nahe verwandter befruchtungsbedürftiger sexueller Pflanzen verglichen. Dabei hat er folgendes feststellen können:

a) Der Entwicklungsgang der apogamen Pflanze (Sporophyt und ♀ Gametophyt) wird mit einer Chromosomenzahl durchgeführt, welche doppelt so groß ist als diejenige des Sporophyten verwandter befruchtungsbedürftiger Arten und im Verhältnis zu deren Gametophyten als tetraploid erscheint. Eine solche Chromosomenverdoppelung finden wir bei den gesamten *Eualchimillae* im Verhältnis zu den *Aphanes*, bei *Rosa glauca* var. *Afzeliana* und *canina* var. *persaliciifolia*, *Antennaria alpina* und wahrscheinlich *Hieracium excellens* (bezogen auf die Chromosomenzahl von *H. umbellatum*).

b) Der Entwicklungsgang der apogamen Pflanze wird mit einer Chromosomenzahl durchgeführt, welche mehr als das Doppelte der diploiden Zahl der befruchtungsbedürftigen Verwandten beträgt. In den meisten Fällen dürfte es sich dabei um hexaploide (ditriploide) und um oktoploide (ditetraploide) Chromosomenzahlen handeln. Dieser Gruppe gehören als Beispiele an *Wikstroemia indica*,

Hieracium flagellare (bezogen auf die Chromosomenzahl von *Hieracium venosum*) und *Burmanna coelestis*.

c) Der ganze Entwicklungsgang der ♀ Pflanze wird mit der dem Sporophyten der befruchtungsbedürftigen Arten entsprechenden diploiden Chromosomenzahl durchgeführt. Dieser Gruppe gehören *Elatostema sessile*, *Thalictrum purpurascens*, die apogamen *Eualchimillae* (bezogen auf die Chromosomenzahl der fertilen *A. pentaphylla*, *grossidens* usw.), *Chondrilla juncea* und *Atamasco texana* (Amaryllidaceae) an.

Von den auf S. 341—365 enthaltenen Angaben Ernsts mögen noch folgende hier wiedergegeben werden.

Ungefähr die Hälfte der bis jetzt als apogam befundenen Angiospermen hat im Vergleich zu den befruchtungsbedürftigen Verwandten eine Verdoppelung der Chromosomenzahl erfahren.

Ähnliche Verdoppelungen oder noch weitergehende Erhöhungen der Chromosomenzahlen werden auch innerhalb der fertilen Arten von Gattungen bei Varietäten derselben Art, bei Mutationen und bei experimentell erzeugten, fertilen Artbastarden gefunden.

Eine einmalige Verdoppelung der Chromosomenzahl kann bei der Entstehung apogamer Sippen aus befruchtungsbedürftigen Stammformen ebenso plötzlich und in ähnlicher Weise wie bei den tetraploiden *Primula*-Bastarden (*Primula kewensis* = *P. floribunda* × *verticillata*) und den *Oenothera*-Mutationen (*Oe. Lamarckiana gigas*) eingetreten sein.

Die Erhöhung der Chromosomenzahl ist nicht Ursache, sondern Begleiterscheinung von Apogamie, Mutation und Bastardierung.

Über Zeitpunkt und Mechanik der Chromosomenverdoppelung bei tetraploiden Apogamen und experimentell erzeugten tetraploiden Bastarden sind unabhängig voneinander ungefähr dieselben Hypothesen entwickelt worden:

a) Tetraploidie entsteht nach einer Befruchtung durch mitotische Teilung und Wiedervereinigung der Tochterkerne oder überzählige Längsspaltung in den Prophasen des Zygotenkernes von Keimzellen.

b) Tetraploidie entsteht durch Vereinigung diploid gewordener Gameten im Befruchtungsakt.

Auf die Erklärung der zwischen dem Vier- und Achtfachen der Ausgangszahl ihrer Gattung liegenden Chromosomenzahlen einiger Apogamen soll hier nicht eingegangen werden.

Adventive Embryobildung (Polyembryonie, Nucellarembryonen). Bei den Angiospermen werden immer mehr Fälle von Vorkommen zweier oder mehr Embryonen in einem Samen bekannt. Diese sogenannte Polyembryonie, welche zum erstenmal eingehender von A. Braun in seiner Schrift: Über Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne ilici-folia*, Abh. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1859, behandelt wurde, ist in verhältnismäßig wenigen Fällen eine habituelle, viel häufiger eine gelegentliche. In beiden Fällen handelt es sich meist um Anlage von 2 oder mehr Embryonen, von denen aber gewöhnlich einer die andern verdrängt.

Strasburgers Studie: Über Befruchtung und Zellteilung (in Jenaer Zeitschrift f. Medizin und Naturw. XI [1877], selbständig erschienen 1878) ergab drei verschiedene Arten von Polyembryonie:

1. In einer Samenanlage entstehen mehrere Embryosäcke nebeneinander, von denen aber in der Regel nur einer einen Eiapparat und einen Embryo entwickelt. — *Rosa livida* und einige andere Arten.

2. In einer Samenanlage der Gesneracee *Sinningia Lindleyana* (wahrscheinlich *Gerneria ventricosa* Sw.) kommen 2 Eizellen vor, von denen jede an einer der beiden Synergiden hängt. Bei 2 Samenanlagen beobachtet.

3. Neben einem normalen Embryo entwickeln sich einige Adventivembryonen aus Zellen des Nucellus, welche in den Embryosack eingedrungen sind (Nucellarembryonen,

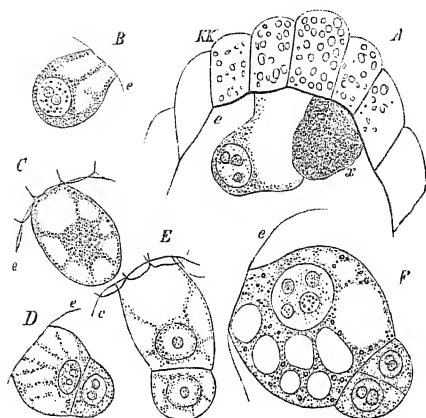


Fig. 115. *Hosta plantaginea* (Lam.) Aschers. A Scheitel des Embryosackes *e* bedeckt mit einer Zellanlage des Nucellus *KK*; *x* eine Gehilfin, daneben die eigentümlich geformte Eizelle mit ihrem Kern. — B, C Eizellen vor, D, E solche nach der ersten Teilung; F der kugelige Embryoträger mit der zweizelligen Embryoanlage (550). (Nach Sachs.)

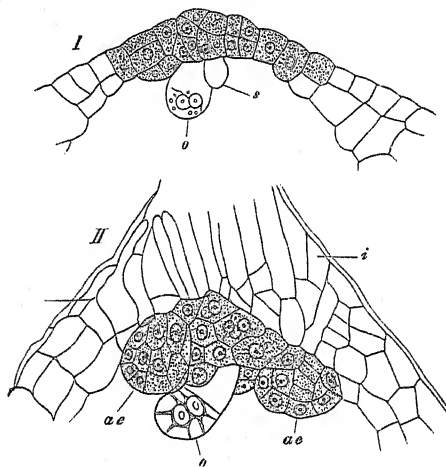


Fig. 116. Bildung der Adventivkeime bei *Hosta caerulea* (Andr.) Tratt., etwa 150mal vergr. I die Zellen am Scheitel des Nucellus mit Inhalt angefüllt, unter demselben das befruchtete Ei mit zwei Zellkernen und der Rest einer Gehilfin. II Aus den mit Inhalt angefüllten Nucelluszellen sind Adventivkeime in Mehrzahl hervorgegangen; im übrigen ist der Nucellus verdrängt, und stark verdickte Integumentzellen stoßen unmittelbar an den Embryosack. Das Ei ist vorhanden und hat sich sogar in drei Zellen geteilt. Es bedeutet: o das Ei, s die Gehilfin, ae die Adventivkeime, i die Integumentzellen. (Nach Strasburger.)

Fig. 115). Häufig auftretendes Verhalten bei *Hosta caerulea* (Andr.) Tratt., *Nothoscordum fragrans* (Vent.) Kunth, *Citrus aurantium* L., *Mangifera indica* L., *Aichornea ilicifolia* (Sm.) Müll., neuerdings auch nachgewiesen bei *Spathiphyllum Patinii* (Hogg) N. E. Brown durch N. Schürhoff und J. Jüssen (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XLIII [1925] 454).

Diese interessanten Fälle wurden besprochen in der Abhandlung: Über Polyembryonie, Jenaer Zeitschr. für Naturw. XII (1878).

Eine vollständige, noch mehr ins Einzelne gehende Übersicht über Polyembryonie finden wir in dem inhaltreichen Werk von A. Ernst: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich (1918) 436 bis 438. Auszugsweise ist folgendes dieser Übersicht entnommen:

A. Unechte Polyembryonie. Embryonen eines Samens in mehreren Embryosäcken zur Entwicklung gelangend.

a) Die Embryonen liefernden Embryosäcke gehören nicht demselben Nucellus an.

I. Verschmelzung zweier oder mehrerer unvollkommener Samenanlagen, die je einen Embryosack mit befruchtungsfähiger Eizelle erzeugen. Als Ausnahmefall schon von A. Braun für *Pirus malus* angeführt, häufig bei *Loranthus europaeus* und *Viscum album* (Fig. 117, 118).

II. Teilung oder Gabelung des Nucellus einer Samenanlage in 2 oder mehrere Partien, die je einen einkeimigen Embryosack liefern. — *Morus alba* (2 Nucelli innerhalb eines inneren Integumentes nach Hofmeister), *Orchis morio* (2 je von einem inneren Integument umgebene Nucelli innerhalb eines gemeinsamen äußeren Integumentes nach Schacht), *Gymnadenia conopsea*, *Coffea arabica*.

b) Nucellus einer Samenanlage mit mehreren Embryosäcken, die aus verschiedenen Mutterzellen eines mehrzelligen Archespor entstanden sind:

Rosa livida u. a. Arten, *Cheiranthus cheiri*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinale*, *Elatostema acuminatum*, *Adoxa moschatellina* (nach Eichinger 1910).

c) Gleichzeitige Entstehung von Embryonen in einem aus dem Archespor hervorgegangenen und einem apospor entstandenen Embryosack. — *Hieracium*-Arten (s. S. 109).

B. Echte Polyembryonie. Bildung von 2 oder mehr Embryonen in demselben Embryosack einer Samenanlage.

a) Echte Polyembryonie mit intrasaccalem Ursprung der Embryonen.

I. Entstehung der Embryonen aus Zellen des Eiapparates.

1. Eiapparat normal. Aus der befruchteten Eizelle geht zunächst ein Vorkeimträger hervor, an dessen Scheitel 1—6 Proembryonen entstehen,

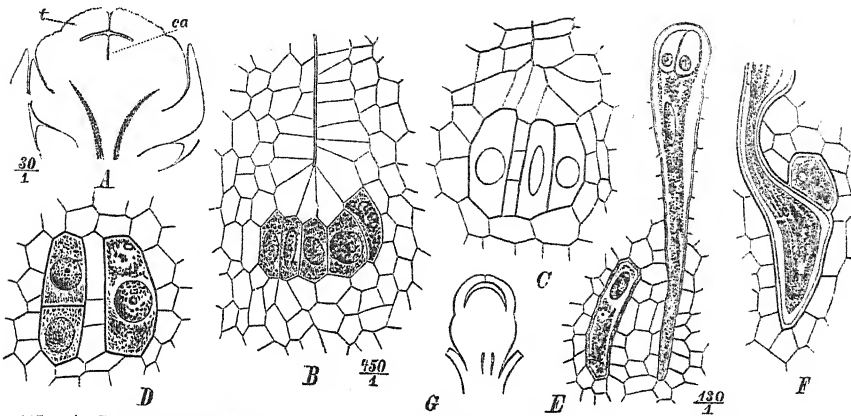


Fig. 117. A—E *Viscum articulatum* Burm. A Längsschnitt durch eine ♀ Blütenknospe; B ein Teil des Fruchtknotens mit den ersten Anlagen der Embryosäcke; C Embryosackmutterzellen; D von 2 Embryosackmutterzellen die eine in Teilung; E 2 Embryosäcke mit dem sie umgebenden Gewebe, der eine von ihnen entwickelt, mit Befruchtungsapparat. — F, G *Viscum album* L. F Tochterzellen der Embryosackmutterzellen, von denen die untere zum Embryosack auswächst; G Längsschnitt durch eine junge ♀ Blüte mit 2 Embryosäcken. (A—E nach Treub, F, G nach Jost.)

von denen in der Regel nur einer zu einem ausgebildeten Embryo heranwächst: *Erythronium americanum* und *E. dens canis*, *Tulipa Gesneriana* (nach Ernst in Flora LXXXVIII [1901]), *Vincetoxicum officinale* (nach Seefeldner in Sitzber. d. math. nat. Kl. Wien CXXI [1912] Abt. 1 S. 273—296).

2. Eiapparat normal. Embryobildung aus der befruchteten Eizelle und einer oder beiden (bei nicht apogamen Pflanzen) ebenfalls befruchteten Synergiden. — *Iris sibirica* und *Lilium martagon* (nach Dodel und Overton), *Taraxacum officinale*, *Aconitum napellus*, *Allium odorum*, *Najas major* (nach Guignard), *Alchimilla alpina* und *A. sericata* (nach Murbeck [Fig. 113]), *Hieracium* (nach Murbeck).

3. Zellen des dreizelligen Eiapparates ohne die typische Differenzierung in Eizelle und Synergiden. Mehr als eine Zelle kann sich zum Embryo entwickeln. — *Burmannia coelestis*, nach Ernst in Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXVII (1909).

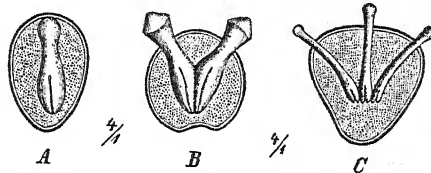


Fig. 118. Frucht von *Viscum album* L. nach Entfernung der fleischigen, aus der Blütenachse hervorgegangenen Hülle. A mit einem Embryo, B mit 2, C mit 3 Embryonen. (A, B Original, C nach Kronfeld.)

4. Eiapparat mit erhöhter Zellenzahl und Ausbildung von 2 oder mehr »potentiellen Eizellen«. Ausnahmsweise bei »*Sinningia Lindleyana*« (wahrscheinlich *Gesneria ventricosa* Sw.) und *Gomphrena decumbens* (nach A. Fischer in Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. XIV [1880]).

II. Bildung von überzähligen Embryonen aus Zellen der Antipodengruppe. — *Allium odorum* (nach Tretjakow in Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XIII [1895] 13—17 und Hegelmaier in Bot. Zeit. LV [1897] 1. Abt. 133—140). Weitere Literatur P. M. Schürhoff: Zur Polyembryonie von *Allium odorum*, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XL (1922) 374—380. — G. Haberlandt: Zur Embryologie

von *Allium odorum* L., in Ber. d. Deutsch. bot. Ges. LXI (1823) 174—179; Zur Embryologie und Cytologie von *Allium odorum*, in Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XLIII (1925).

III. Embryobildung aus den Polkernen oder aus Zellen des Endosperms. Früher für *Balanophora* und *Helosis* angenommen, doch findet bei diesen oogene Apogamie statt (S. 52).

- b) Echte Polyembryonie mit extrasaccalem Ursprung aller oder einzelner Embryonen.
- I. Entstehung überzähliger Embryonen infolge von keimähnlicher Sprossung von *folia*, *Hosta caerulea*, *Nothoscordum fragrans*, *Citrus* u. a. (s. S. 112).
Nucelluszellen in den Embryosackraum. Nucellarembryonen. — *Alchornea ilici*.
 - II. Entstehung überzähliger Embryonen aus Zellen des inneren Integumentes, welche sich wie die Nucelluszellen in b I verhalten. — *Allium odorum*.

Schließlich ist noch darauf hinzuweisen, daß bei der Erzeugung von Nucellarembryonen wie auch bei Parthenogenese und Befruchtung teilungsauslösende Wundhormone nach Haberlandt*) eine Rolle spielen, von denen er nachgewiesen hatte, daß in verletzten oder absterbenden Zellen entstehende Reizstoffe in anderen Zellen oder auch an ihrer Ursprungsstätte Zellteilungen auslösen, welche meist den an dem gereizten Organ normal entstehenden Zellteilungen entsprechen. So gelang es Haberlandt, an Samenanlagen der *Oenothera Lamarckiana* nach Quetschen und Anstechen der Fruchtknoten in einer verletzten Samenanlage zwei mit Suspensoren versehene Nucellarembryonen aufzufinden, ferner auch ein paar Fälle von beginnender »parthenogenetischer« (apogamer) Entwicklung der Eizelle wahrzunehmen. Haberlandt bezeichnet dies als »traumatische Parthenogenese« im Gegensatz zu der »natürlichen Parthenogenese«, welche er bei *Taraxacum officinale*, *Hieracium flagellare* und *H. aurantiacum* verfolgte. Hier konnte er nachweisen, daß in der Umgebung der Eizelle mannigfache Desorganisationserscheinungen auftreten, welche bei verwandten Arten mit befruchtungsbedürftigen Eizellen fehlen. Die bei den erstgenannten Arten wirksamen Hormone werden als Nekrohormone bezeichnet.

XV. Die Früchte.

Fruchtformen. Die Früchte der Angiospermen sind von sehr großer Mannigfaltigkeit; wir wollen uns auch bezüglich dieser nur auf das Wesentlichste, zum Verständnis der bei den einzelnen Familien gegebenen Darstellungen Notwendige beschränken. Frucht im engeren Sinne ist dasjenige Gebilde, welches infolge der Befruchtung aus dem Stempel hervorgeht; enthält sie keine keimfähigen Samen, dann nennt man sie taub. Die Wandung des Fruchtknotens wird bei der Bildung echter Früchte zur Fruchtschale, dem Pericarp, an welchem man häufig 3 Gewebsschichten, die äußere, Epicarp, die mittlere, Mesocarp, und die innere, Endocarp, unterscheiden kann. Bei flüchtiger Betrachtung wird bisweilen das Endocarp als Samenschale angesehen. Wenn eine Blüte mehrere Stempel enthält, so kann jeder derselben befruchtet und zu einer Einzelfrucht werden; man bezeichnet dann alle aus derselben Blüte hervorgegangenen Früchte zusammen als Sammelfrucht, Syncarpium (vgl. Fig. 118).

Sodann sehen wir sehr häufig infolge der Befruchtung nicht bloß das Gynäzeum, sondern auch andere benachbarte Teile der Blüten, manchmal sogar die die Blüten tragenden Ästchen und Stiele verändert werden; nicht selten treten sogar an diesen Teilen stärkere Veränderungen ein, als in den Stempeln selbst. Alle derartigen Gebilde werden Scheinfrüchte genannt. Beispiele solcher sind die Feige, bei welcher der becherförmige, innen an seiner Mündung mit zahlreichen Hochblättern besetzte Blütenstand fleischig wird, und die eigentlichen Früchte nur kleine, harte Schließfrüchtchen sind; die Maulbeere (*Morus*) und die Brotfrucht (*Artocarpus*), bei welchen die Blütenhüllen um die Achse

*) Diese Untersuchungen sind ausführlich geschildert in den Abhandlungen Haberlandts: Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana* (Sitzber. der Preuß. Akad. d. Wiss. 1921 S. 695—725). — Die Entwicklungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen (Sitzber. der Preuß. Akad. d. Wiss. 1921 S. 861—881). — Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie (Sitzber. d. Preuß. Akad. d. Wiss. 1922 S. 386—406, Taf. I). — Über die Ursache des Ausbleibens der Reduktionsteilung in den Samenanlagen einiger parthenogenetischer Angiospermen (Sitzber. d. Preuß. Akad. d. Wiss. 1923 S. 283—293 Taf. 10). — Auch vgl. man die auf S. 113 unter B II aufgeführten Schriften desselben Autors.

eines ganzen Blütenstandes fleischig werden, die einzelnen Früchte aber kleine Steinfrüchte sind; *Anacardium occidentale* L., bei welchem der Blütenstiel unterhalb der Frucht zu einem mächtigen, birnförmigen Körper anschwillt; die Guttifere *Endodesmia calophylloides* mit ähnlicher, wenn auch nicht so mächtiger Entwicklung eines fleischigen Fruchtstieles; die Erdbeere, bei welcher die Blütenachse zu einem fleischigen Körper heranwächst, dem die kleinen Früchtchen aufsitzen; die Hagebutte, welche aus der fleischig gewordenen, becherförmigen Blütenachse hervorgegangen ist, während die kleinen Schließfrüchte an ihrem Ende stehen; die Apfelfrucht, bei welcher die becherförmige Blütenachse, mit dem zur Frucht entwickelten Stempel, dem Kerngehäuse, innig verwachsen, stark fleischig wird. Bisweilen werden auch die die Frucht einschließenden Blütenhüllen fleischig und erscheinen wie ein zur Frucht gehöriges Exocarp; so die großen Kelchblätter bei *Dillenia indica*. Auch trockene Fruchthüllen, welche als akzessorische Gebilde der Frucht erscheinen, sind oft sehr charakteristisch, so das aus dem Perigon hervorgegangene Anthokarp bei den Nyctaginaceen, die vergrößerten Kelch- und Kronenb. bei Dipterocarpaceen, Anacardiaceen u. a. (s. unten unter Anemochorie), der aufgeblasene corollinisch gefärbte Kelch bei den Solanaceen *Physalis alkekengi* und *Ph. Davidiana*. Auch können Hochblattgebilde bei der Fruchtreife sich vergrößern, wie bei *Carpinus*, *Pterocarya*, *Tilia* und das ganze Involucrum bei *Xanthium*. Die ganze Inflorescenzachse wird fleischig bei der Rhamnacee *Hovenia dulcis*, während bei *Cotinus coggygria* die Fruchtstiele starr und stark behaart werden. Daß Fruchtstiele dick und fest werden, ist eine häufige Erscheinung bei großen Früchten. Wie sehr die Fruchtbildung in manchen Fällen auch andere Teile der Pflanze durch Verbrauch von Nährstoffen beeinflusst, geht daraus hervor, daß Obstbäume, welche in einem Jahr reichlich Früchte getragen haben, bei Unterlassung reichlicher Düngung im nächsten Jahr nur wenig Früchte hervorbringen, und daß manche ausdauernden Bambusgräser nach dem Fruchtragen ihre Blätter vertrocknen lassen, während *Corypha*-Arten (Palmen) und *Agave americana* nach einmaligem Fruchten ganz absterben.

Die echten Früchte kann man folgendermaßen übersichtlich anordnen:

- I. Trockenfrüchte, mit trockenem, gleichartigem, holzigem, leder- oder hautartigem Pericarp.
 1. Schließfrüchte. Nicht aufspringend.
 - a) Nuß oder Nüßchen. Pericarp holzig oder lederartig, dem Samen nicht anliegend, z. B. Eichel, *Carex*, *Ranunculus*.
 - b) Caryopsis. Wie a; aber das Pericarp der Samenschale fest anliegend und angewachsen; Frucht der *Gramineae*.
 - c) Achaenium, Achaene, hervorgegangen aus einem unterständigen Fruchtknoten, also eine Frucht, an deren Bildung auch die Blütenachse etwas beteiligt ist; sollte daher streng genommen zu den Scheinfrüchten gerechnet werden, doch tritt die Substanz der Blütenachse sehr zurück.
 - d) Flügelfrucht (Samara), ein geflügeltes Nüßchen.
 2. Bruchfrüchte. Mehrsamige, trockene Früchte, welche entweder in einzelne, einsamige Glieder zerfallen oder durch unregelmäßige Zertrümmerung ihres Pericarps die Samen heraustreten lassen. — Früchte vieler Leguminosen, z. B. *Gleditschia*, *Entada*, *Ceratonia* usw.
 3. Spaltfrüchte (Schizocarpien), hervorgegangen aus einem dimeren oder polymeren Fruchtknoten, in einzelne nicht aufspringende Teile (Meri-carpien) zerfallend, welche den einzelnen Frucht. entsprechen. — Früchte vieler Malvaceen und Umbelliferen.
 4. Springfrüchte. Die mit herannahender Reife vertrocknende Fruchtwandung springt auf und entläßt die Samen.
 - a) Balgfrucht (Folliculus), aus einem Carpell entstanden, an der Bauchnaht aufspringend. — Viele Ranunculaceen der Gruppe der *Helleboreae*.
 - b) Hülse (Legumen), aus einem Carp. entstanden, an der Rücken- und Bauchnaht aufspringend. — Zahlreiche Leguminosen, während ein Teil der zu ihnen gehörigen Gattungen Bruchfrüchte oder Schließfrüchte bildet.
 - c) Schote (Siliqua), aus 2 Carp. entstanden, 2fächerig, mit 2 von der stehenbleibenden Scheidewand sich loslösenden Klappen. — Die meisten Cruciferen.

- d) **Kapsel** (im engeren Sinne), aus 2 oder mehr Carp. entstanden, mit 2 oder mehr Klappen aufspringend, welche vom Scheitel her sich ganz oder nur eine Strecke weit trennen. Werden dabei die Carp. voneinander getrennt, so heißt die Art des Aufspringens **wandspaltig** (*septicid*); wird dagegen jedes Carp. in seiner Mitte gespalten, so heißt das Aufspringen **fachspaltig** (*loculicid*); wenn dagegen die Scheidewände in der Mitte vereinigt bleiben und die Klappen sich bei den Scheidewänden lösen, nennt man das Aufspringen **septifrag**.
- e) **Pyxidium**, eine Springfrucht, bei welcher die obere Klappe der Fruchtwand wie ein Deckel abfällt. — *Plantago*, *Anagallis*, *Hyoscyamus*.
- f) **Porenkapsel**, eine Springfrucht, bei welcher die Samen durch kleine, an bestimmten Stellen auftretende Löcher entlassen werden; z. B. Mohnfrucht.

Über das Aufspringen der Früchte liegen folgende Spezialuntersuchungen vor:

Hildebrand: Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus, in Die Verbreitungsmittel der Pflanzen, Leipzig 1873. — **Pringsheims Jahrb.** IX (1873) 235 bis 276. — **Steinbrink**: Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Inaug. Dissert. Bonn 1873; Bot. Zeit. 1878, S. 577. — **Zimmermann**: Über mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen. Inaug. Dissert. Berlin 1882. — **Weberbauer**: Beiträge zur Anatomie der Kapsel Früchte. Bot. Centralblatt LXXIII (1898).

II. **Steinfrüchte** (*Drupae*). Pericarp mit fleischiger Außenschicht (*Epicarp* und *Mesocarp*) und steinhartem oder holzigem Endocarp (*Steinkern*, *Putamen*), nicht aufspringend. Je nachdem die Frucht aus 1, 2 oder mehr Carp. gebildet ist, enthält sie 1, 2 oder mehrere *Steinkerne*; auch kann an Stelle von 2 oder mehreren *Steinkernen* ein 2- oder mehrfächeriger vorhanden sein. Einfache Steinfrüchte sind die Pflaume, Mandel, Kirsche, mehrfächerige oder mit mehreren *Steinkernen* versehene die *Steinäpfel* der Mispeln. Übrigens kommen auch bisweilen Steinfrüchte vor, bei denen schließlich die äußere Schicht des Pericarps aufspringt, wie überhaupt zwischen all diesen Fruchtformen scharfe Grenzen nicht vorhanden sind.

III. **Beerenfrüchte** (*Baccae*). Pericarp fleischig, nicht aufspringend. — Abgesehen von den auch im Volksmunde als Beeren bezeichneten Früchten gehören hierher auch die Orangen, Bananen, Datteln. Auch die Kürbisse und der Apfel werden ziemlich allgemein zu den Beerenfrüchten gerechnet, wiewohl auch bei ihnen die hohle Blütenachse an der Fruchtbildung mitbeteiligt ist.

G. Beck von Mannagetta (Versuch einer neuen Classification der Früchte, in Verhandl. d. k. k. zool.-botanischen Gesellsch. in Wien [1891] 307—312) geht von einer Erweiterung des Fruchtbegriffs aus und definiert die Frucht als jene besonders metamorphosierten Organe der Pflanze, welche die Samen bis zur Reife umschließen, dann austreuen oder mit denselben von der Mutterpflanze abgetrennt werden.

I. **Einfache Früchte**. — A. **Streufrüchte** (Früchte die Samen austreuend). — 1. Einfache Springfrucht (*Apocarpium dehiscens*) oder Balgfrucht; Früchte aus einem sich öffnenden Fruchtblatt gebildet. — 2. Sammelspringfrucht (*Syncarpium dehiscens*) oder Kapsel, Frucht aus zwei bis mehr verwachsenen Fruchtblättern gebildet, die sich in verschiedener Weise öffnen. — B. **Fallfrüchte**. Frucht geschlossen abfällig oder einzelne den Samen umschließende Teile der Frucht abfällig. — 3. Einfache Schließfrucht (*Apocarpium indehiscens* oder *Monocarpium*). — 4. Einfache Gliederfrucht (*Apocarpium mericarpium*) oder Lomentum; die aus einem Fruchtblatt gebildete Frucht zerfällt in mehrere meist einsamige geschlossene Teile. — 5. Teilfrucht (*Syncarpium mericarpium* oder *Schizocarpium*); die aus zwei bis mehreren Fruchtblättern gebildete Frucht zerfällt in einzelne geschlossene Teile. — 6. Sammelschließfrucht (*Syncarpium indehiscens* oder *Polycarpium*); Fruchtblätter mehrere, verwachsen abfällig, ein- oder mehrsamig. (Hierzu wird auch das *Achänium* gerechnet).

II. **Zusammengesetzte Früchte** (*Fructus polyanthocarpi*), Frucht aus zwei bis mehreren Blüten gebildet. — 7. Zapfen. — 8. Verwachsene Früchte oder Fruchthaufen; Fruchtblüten verschieden verwachsen und meist zusammen abfällig. (Doppelbeere von *Lonicera*; Fruchthaufen, *fructus sorosus* von *Morus*, *Machura*, *Ananas*). — 9. Fruchtstände (*Fructus compositi*); Früchte mehrerer Blüten frei, doch zusammen abfällig (Fruchtköpfe,

Beerenzapfen, Feigenfrucht, Fruchtstände mit fleischigen Achsen, auch solche mit Flug-
ausrüstung).

Zur Entwicklungsgeschichte der Pericarpn vergleiche man namentlich: G. Kraus, Über
den Bau trockener Pericarpn in Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. V (1866), mit Taf. VIII bis
XI. — A. E. Garcin, Recherches sur l'histogénèse des péricarpes charnées, Ann. sc. nat. 7. sér.
XII (1890), 175—401, pl. 23—26.

Verbreitungsmittel der Früchte (und Samen). Wie bei den Samen kommen auch nicht
selten an den Früchten allerlei Anhangsgebilde zur Entwicklung, welche für die Ver-
breitung und Keimung in gleicher Weise von Wichtigkeit sind. So bewirkt bei sehr vielen
die Entwicklung von Stacheln und Häkchen an der Oberfläche, daß sie an dem Gefieder
von Vögeln oder im Pelz von Tieren hängen bleiben und somit oft weit weggetragen wer-
den. Andererseits entstehen Flugapparate durch Vergrößerung oder anderweitige Ver-

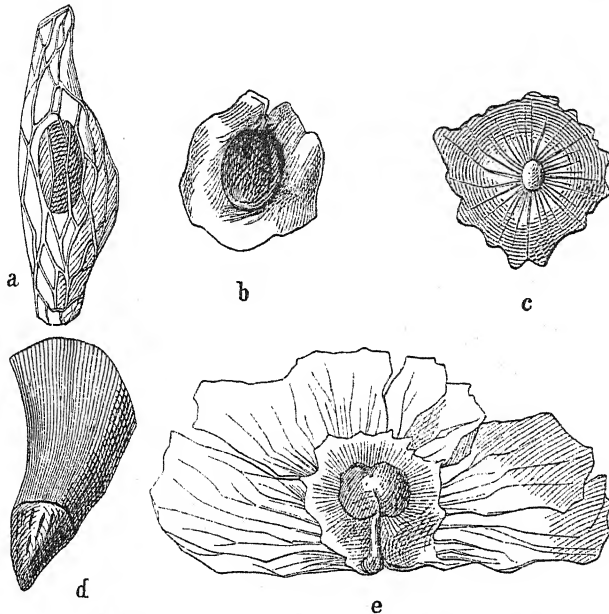


Fig. 119. Beispiele von geflügelten (anemochoren) Samen. *a* *Dendrobium nobile* Lindl. (Orchidaceae),
b *Fibigia clypeata* (L.) Boiss. (Cruciferae), *c* *Danais fragrans* Gaertn. (Rubiaceae), *d* *Banksia serrata* L. fil.
(Proteaceae), *e* *Pithecoctenium muricatum* Moq. (Bignoniaceae). *a*, *b*, *c* vergr., *d*, *e* nat. Gr. (Nach
Hildebrand.)

änderung von Kelchb. und Blumenb. oder auch von Deckb. und Vorb. Die Vorteile der-
artiger Gestaltungen liegen wie auch bei den Samen meistens klar zutage. Wir unter-
scheiden folgende Typen der Samen und Fruchtverbreitung, welche zum Teil auch für
andere Abteilungen des Pflanzenreichs gelten. Anemochorie, d. i. Verbreitung
durch Wind, findet statt bei Früchten, welche wie die Achänen vieler Compositen
und Valerianaceen mit einem Federkelch oder Pappus versehen sind, bei Früchten mit
vergrößerten Kelch- oder Blumenblättern (z. B. Dipterocarpaceen, Anacardiaceen wie
Swintonia, *Astronium* und *Parishia*) oder Vorblattgebilden (*Carpinus*, *Pterocarya*, *Tilia*),
ferner bei geflügelten Früchten (*Ulmus*, *Pterocarpus*, *Ptelea*, *Ailanthus*, *Acer*, *Lophira*,
Petersia, *Combretum*, *Terminalia*, *Cavanillesia*, *Fraxinus*). Bei diesen zum Teil recht
großen Früchten kann der Wind die Früchte nur auf geringe Entfernungen verbreiten,
während die Pappusbildung eine weitere Verbreitung durch den Wind gestattet. Aber
auch unter den geflügelten Samen sind viele wie die mancher Meliaceen (*Swietenia*,
Pseudocedrela, *Entandrophragma*), Sterculiaceen (*Pterygota*) ziemlich oder sehr groß, so
daß der Wind sie nur immer auf kleine Entfernungen hintreiben kann, doch können wohl
durch wiederholtes Antreiben auch etwas größere Strecken zurückgelegt werden. Sind
aber die Flügel sehr dünn und zart, wie bei den Bignoniaceen *Pithecoctenium* und der

Cucurbitaceae *Macrozamia macrocarpa*, dann werden die Samen wie ein Stückchen leichtes Papier schwebend durch die Luft weit weggetragen. Das ist auch der Fall bei den sehr kleinen mit Pappus versehenen Früchten mancher Kompositen-Gattungen, wie z. B. *Gnaphalium*, den Früchten von *Typha*, deren Stiel unterhalb der Frucht regellos mit Haaren besetzt ist, den Früchten von *Dryas*, *Cercocarpus* und *Anemone* Sekt. *Pulsatilla*, deren langer Griffel mit Haaren besetzt ist, die einen Flugapparat bilden; ferner bei den mit Schopphaaren versehenen Samen von *Salix* und *Populus*, der *Tamaricaceen*, vieler *Asclepiadaceen* und *Apocynaceen*, den *Gesneriaceen* aus der Gruppe der *Trichosporeen*, den *Bromeliaceen* mit durch Zerspaltung des äußeren Integumentes entstandenem Flug-

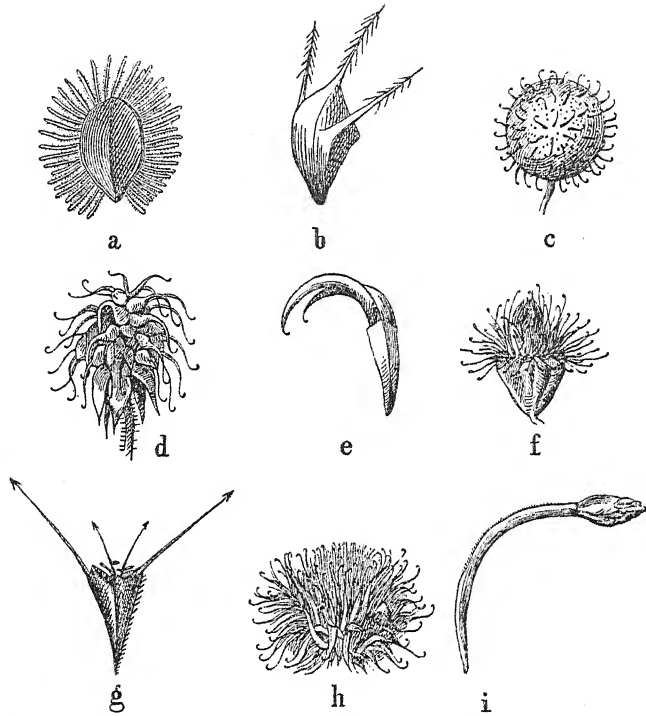


Fig. 120. Beispiele von klettartigen Früchten und Samen. a Same von *Limnanthemum nymphacoides* (L.) Lk. (*Gentianaceae*); b Teilfrucht von *Pavonia spinifera* Cav. (*Malvaceae*); c Frucht von *Triumfetta* (*Tiliaceae*); d Sammelfrucht von *Geum urbanum* L. (*Rosaceae*); e Frucht von *Tragaceros* H. B. Kunth (*Compositae*); f Frucht von *Agrimonia* (*Rosaceae*); g Frucht von *Acaena* spec. (*Rosaceae*); h Fruchtkopf von *Arctium lappa* L. (*Compositae*); i Frucht von *Cornucopiae cucullatum* L. (*Gramineae*). (Nach Hildebrand.)

apparat. Am weitesten aber werden durch den Wind verbreitet die äußerst leichten Samen zahlreicher *Ericaceen*, *Gentianaceen* und *Orchidaceen*.

Nähere Bekanntschaft mit den Früchten und Samen der Steppenpflanzen zeigt, daß unter ihnen mit Flugapparaten ausgestattete besonders reichlich vertreten sind, dagegen sind diese seltener in windstillen Waldgebieten der Tropen. Von den zahlreichen Schriften, in denen die Erscheinungen der Anemochorie besprochen werden, mögen nur einige beachtenswerte erwähnt werden. Von besonderer Wichtigkeit für die Theorie des Fluges ist das Werk von H. Dingler, Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. Ein Beitrag zur Physiologie der passiven Bewegungen im Pflanzenreiche. München 1889. — Kronfeld, Studien über die Verbreitungsmittel der Pflanzen, I. Teil Windfrüchtler, Leipzig 1900. — Ridley, On the Dispersal of Seeds by Wind, Annals of Botany XIX (1905). In letzterer Schrift ist besonders beachtenswert die Berechnung über die Verbreitung der Flugfrüchte der *Dipterocarpacee Shorea leprosula* Miqu., welche erst erzeugt werden, wenn der Baum 30 Jahre alt ist, und höchstens 100 Yards (nahezu 100 Meter) vom Mutterbaum entfernt zur

Keimung kommen, somit in 100 Jahren nur 300 Yards in einer Richtung wandern können. um 100 englische Meilen zurückzulegen, 58 666 Jahre brauchen. — Bei Studien über Verbreitung von Früchten und Samen durch Wind und Tiere ist auch zu berücksichtigen: Sv. Murbeck, Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. II. Die Synaptospermie. Lunds Univers. Arskrift XVII (1921) 1—53, mit 6 Textfiguren.

Zoochore Verbreitung erfolgt durch Tiere hauptsächlich auf zweierlei Art:

1.) dadurch, daß klettartige Früchte und Samen, welche mit hakigen oder stacheligen Fortsätzen an der Frucht- oder Samenschale versehen sind, im Pelzwerk von Tieren haften bleiben und von denselben weithin verschleppt werden. Diese Früchte und Samen gelangen zum Teil auch durch den Handel mit Wolle weithin, oft über die Ozeane hinweg, in andere Erdteile. Vgl. Huth, Abhandl. und Vorträge aus dem Gesamtgebiet der Naturwiss. IV. 4. Die Wollkletten (1892), mit 63 Abbild. — Für die Kenntnis der Verbreitung von Samen und Früchten durch Vögel und Säugetiere sind noch besonders beachtenswert die Schriften Ridleys: Dispersal of Seeds by Birds, Natural Science VIII Nr. 49 (1896); On the Dispersal of Seeds by Mammals, Journal of the Straits Asiatic Society, XXIV (1893).

2.) dadurch, daß Affen, Nagetiere und Vögel Beerenfrüchte und Steinfrüchte oder mit fleischigem Arillus versehene Samen verzehren, nur die saftigen Teile verdauen, die hartschaligen Samen oder Steinkerne aber unversehrt oder nach eingeleiteter Zersetzung der Hartschichten wieder von sich geben, und zwar an Stellen, welche oft vom Erzeugungs-ort der Früchte weit entfernt sind. Hierzu gehört auch die oben im Abschnitt XII S. 102 erwähnte Myrmekochorie. Vielfach werden auch durch die Früchte und Samen fressenden Tiere diese Pflanzenteile verschleppt und zufällig verstreut, ohne daß sie gegessen werden. Auch durch Fische können Samen verbreitet werden. Hochreutiner (Dissémination des graines par les poissons, in Bull. de Laboratoire de botan. générale III [1899]) stellte durch Fütterung von Fischen mit Samen von Wasserpflanzen fest, daß die letzteren unbeschädigt und keimfähig durch das Verdauungssystem der Fische hindurchgehen, wenn sie gegen mechanische Zerstörung oder solche durch Salzsäure geschützt sind.

Hydatochore Verbreitung. Verbreitung durch Wasser erfolgt bei den Früchten und Samen von Sumpf- und Wasserpflanzen durch Flüsse, namentlich bei Überschwemmungen, sodann bei Küstenpflanzen sowohl der extratropischen wie der tropischen Länder durch Meeresströmungen. Hierzu sind Früchte und Samen befähigt, welche durch luftführende Teile schwimmfähig und durch Hartteile gegen Reibungen geschützt sind. Zu diesen Driftfrüchten gehört auch die Kokosnuß und die Leguminose *Entada scandens*, eine in den Tropen verbreitete Liane aus der Unterfamilie der Mimosoideae, deren große Bruchfrüchte ganz oder in einzelnen Teilen mit Samen vom Golfstrom bis an die Küsten des nördlichen Norwegens gebracht werden. Im botanischen Garten von Upsala angestellte Versuche mit Samen, welche diesen weiten Weg zurückgelegt haben, ergaben, daß dieselben noch keimfähig waren. Das Innere der Samen mit dem Embryo ist durch Frucht- und Samenschale oder letztere allein so geschützt, daß trotz des langen Aufenthalts im Salzwasser kein Schaden entsteht. Vgl. auch: O. Warburg, Einige Bemerkungen über die Litoral-Pantropisten, in Ann. Jard. bot. Buitenzorg, Suppl. 2 (1898) 128.

Während die bis jetzt besprochenen Organisationen der Früchte und Samen mit Ausnahme der Myrmekochorie meist Transport in größere Entfernung von der Mutterpflanze begünstigen, tritt bei anderen Pflanzen eine Organisation auf, derzufolge die Samen aus der Frucht herausgeschleudert werden und höchstens wenige Meter weit von der Mutterpflanze zu Boden fallen. Dies sind die schleuderfrüchtigen Pflanzen, von denen Huth eine Zusammenstellung geliefert hat (Sammlung naturwissenschaftl. Vorträge III. 7., Systematische Übersicht der Pflanzen mit Schleuder-Früchten [1890]). Naturgemäß gruppieren sich diese Früchte folgendermaßen:

A. Trockene Schleuderfrüchte.

a) Spannungsschleuderer.

1. Bei der spiral- oder kreisförmigen Einrollung der Carp. oder ihrer Klappen, schnellen die Samen nach dem Gesetz des Beharrungsvermögens fort, wie bei *Corydalis*, *Cardamine impatiens* L., *Eschscholtzia* und vielen Leguminosen, wie *Lupinus*, *Lathyrus*-Arten, *Wistaria chinensis* u. a.
2. Die beim Eintrocknen sich nähernden Carp. drücken auf die Samen und quetschen dieselben mit Gewalt hinaus, wie bei *Viola*-Arten, *Euphorbia*, namentlich

Euphorbia lathyris L., *Montia fontana* L., *Ricinus* und *Hura crepitans* L., deren Samen bis 7 m weit weggeschleudert werden.

- b) Klettschleuderer. Die mit Haken versehenen Früchte oder deren hakige Hüllen werden von vorüberstreifenden Tieren ein Stück mit fortgenommen, ohne abzureißen, schnellen dann plötzlich zurück und schleudern hierbei die Früchte oder Samen aus, z. B. *Arctium*, *Setaria*.

B. Hygroskopische Schleuderfrüchte.

3. Trockenfrüchte, die ihre Schleuderkraft erst durch Einwirkung der Feuchtigkeit erhalten, wie *Bonnaya* (Scrophulariaceen) und Arten von *Avena*.

C. Saftige Schleuderfrüchte mit Ausschleuderung infolge eines gewaltsamen Saftzustromes bei der Reife.

4. Die spiralig sich aufrollenden Carp. schleudern die Samen fort, z. B. bei den Balsaminen, *Impatiens*.
5. Die Fruchtwände reißen unregelmäßig auf, z. B. bei den Cucurbitaceen *Momordica charantia* L., *balsamina* L. und *Elaterium carthagenense* L.
6. Die Samen der nicht aufspringenden Beerenfrucht werden durch ein beim Abfallen frei werdendes Loch ausgespritzt bei *Ecballium elaterium* Rich. Vgl. H. von Guttenberg, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXXIII (1915) 20.
7. Bei *Dorstenia* liegt der reife Same zwischen den oberen Enden der verdickten Fruchtwände und hält sie auseinander, eine scharfe Kante des Samens liegt dicht unter dem Scheitel der Frucht. Die kleinzellige äußere Schicht der verdickten Wände ist stark gespannt. Sobald der dünnhäutige Scheitel der Frucht durch leichten Druck gesprengt wird, klappen die dicken Wände zusammen und der Same fliegt weit weg (nach Fritz Müller).
8. Bei *Oxalis* liegt der Schleudermechanismus in einer die Samen einhüllenden Außenschicht mit ungleicher Schichtenspannung. (Dillenius, Hortus elthamensis II. [1732] 299. — Hildebrand, Die Schleuderfrüchte und ihr anatomischer Bau, in Pringsheims Jahrb. IX [1873] 231. — Zimmermann, Über mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte [1881]).

Hygrochasia, Xerochasia. Anhangsweise möge hier auch auf die für die Frucht- und Samenverbreitung nützliche Einrichtung der Hygrochasia hingewiesen werden. Mit dem Wort *Hygrochasia* (von *ὕγρoς* feucht und *χαίρειν* gähnen, klaffen) bezeichnet Ascherson (Hygrochasia und zwei neue Fälle dieser Erscheinung, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. X [1892] 94—114 Taf. VI, VII) »die bei einigen Pflanzen von Gebieten, wo Trockenzeiten mit Perioden mehr oder weniger reichlicher Niederschläge abwechseln, seit Jahrhunderten bekannte Erscheinung, daß ihre Fruchtstände oder Früchte (mitunter beide) infolge von Durchtränkung mit Wasser Bewegungen ausführen, die die Austreuung der Samen (bzw. Sporen) erleichtern, beim Austrocknen sich aber wieder schließen. Die bekanntesten Beispiele liefern unter den Angiospermen die beiden »Jerichorosen«, die im Mittelalter so bezeichnete Composite *Odontospermum pygmaeum* (DC.) Benth. et Hook. (= *Asteriscus pygmaeus* Coss. et Dur.) der nordafrikanischen und westasiatischen Wüsten und die dasselbe Gebiet bewohnende, jetzt gewöhnlich so genannte Crucifere *Anastatica hierochuntica* L., sowie die Früchte zahlreicher *Mesembrianthemum*-Arten Südafrikas. Auch die Kapseln der *Fagonia*- und *Zygophyllum*-Arten der ägyptischen Wüste öffnen sich nach Volken's hygrochastisch, desgleichen die der süd- und tropisch-afrikanischen Scrophulariaceen-Gattung *Aptosimum* nach Schinz.« Ferner wies J. Verschaffelt hygrochastische Bewegungen nach an den Fruchtkelchen von *Brunella vulgaris* L., *B. grandiflora* Jacq., *Salvia horminum* L. (mediterran), *S. lanceolata* Willd. (Mexiko und südl. Nordamerika), an den Fruchtstielen von *Iberis umbellata* L., auch hat Schinz bei den südafrikanischen Arten der Compositen-Gattung *Geigeria* und bei einigen *Aptosimum* im Fruchtzustand ein ähnliches Zusammenballen wie bei *Anastatica* beobachtet. Ascherson hat in der oben zitierten Abhandlung noch zwei ausgezeichnete Beispiele hinzufügen können, nämlich die ganzen Pflanzen von *Lepidium spinosum* Ard., welches von den Ionischen Inseln an über die Küstenländer des Ägäischen Meeres bis Syrien verbreitet ist, und die Frucht dolden der im Mittelmeergebiet weit verbreiteten Umbellifere *Ammi visrigo* (L.) Lam. — Diesen Pflanzen entgegengesetzt verhalten sich die meisten anderen, welche

entsprechende, die Aussaat befördernde Bewegungen infolge des Austrocknens ihrer Gewebe ausführen. Ascherson schlägt für deren Verhalten die Bezeichnung *Xerochasia* vor.

Parthenokarpie ist die vorzugsweise bei Kulturpflanzen, aber auch bei anderen Pflanzen auftretende Entwicklung von Früchten ohne oder mit tauben Samen. Es sind verschiedene Arten von Parthenokarpie zu unterscheiden: 1.) die autonome (Noll, Fitting) oder vegetative (Hans Winkler), welche ohne jegliche Bestäubung eintritt bei gewissen Sorten von Äpfeln, Birnen, Gurken, Feigen, *Diospyros kaki*. 2.) die induzierte oder aetionome (Fitting), welche Fruchtbildung durch Verwundungen, parasitische Pilze, Insektenstiche und andere Reize hervorruft. So ergaben Versuche von Ewert mit Stachelbeeren, welche normalerweise Früchte nur nach Bestäubung bilden, daß nach Kastrierung der Blüten, Ringeln oder Brechen von Zweigen die kastrierten und durch Gazeüllen vor Fremdbestäubung geschützten Blüten taube Früchte erzeugten, jedenfalls durch Stauung der Nährstoffe. 3.) die stimulative (Hans Winkler), bei welcher die Frucht nur nach Bestäubung mit eigenem oder fremdem Pollen entsteht, der bisweilen zu den Samenanlagen gelangt, aber nur selten Samenbildung hervorruft. Dies ist der Fall bei zahlreichen Varietäten von Bananen, Mandarinen und Wein (Sultaninen). Diese interessanten Verhältnisse werden hauptsächlich in folgenden Schriften erörtert:

Müller-Thurgan, Abhängigkeit der Ausbildung der Traubenbeeren und einiger anderer Früchte von der Entwicklung der Samen, Landwirtsch. Jahrb. d. Schweiz (1898) 135—205; Die Folgen der Bestäubung bei Obst- und Rebenblüten, 8. Ber. d. Züch. bot. Ges. (1901—1903) 45—63. — Noll, Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung bei der Gurke, Sitzber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn (1902) S. 149—162. — Ewert-Proskau, Blütenbiologie und Tragbarkeit unserer Obstbäume, Landw. Jahrb. XXXV (1906) 259—287; Neuere Untersuchungen über Parthenokarpie bei Obstbäumen und einigen anderen fruchttragenden Gewächsen, Landw. Jahrb. XXXIX (1909) 767—839; Parthenokarpie bei der Stachelbeere, Landw. Jahrb. XXXIX (1910) 463—470. — R. v. Wettstein, Über Parthenokarpie bei *Diospyros kaki*, in Oest. bot. Zeitschr. 1908, Nr. 12. — Tischler, Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten, Jahrb. f. wiss. Botanik LII (1913) 1—84; Referat über d'Angremond, Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen, Zeitschr. f. Botanik VI (1914) 870—872. — Ernst, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich (1918) 406—432.

Der letztgenannte Autor sucht zu begründen, daß die Parthenokarpie hybriden Ursprungs sei und nicht, wie sonst vielfach angenommen wird, allmählich unter den veränderten Lebensbedingungen der Kultur entstanden sei. Bei der induzierten oder aetionomen Parthenokarpie ist der hybride Ursprung wohl ausgeschlossen, wie aus folgender Besprechung einschlägiger Tatsachen hervorgeht. Es war zuerst Treub, der in einer Abhandlung (*L'action des tubes polliniques sur le développement des ovules chez les Orchidées*, in Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg III [1883] 122—128) bei der Orchidacee *Liparis latifolia* Blütenstände beobachtete, an denen die Fruchtknoten geschlossener Knospen angeschwollen waren und Samenanlagen enthielten, wie sie sich sonst erst nach der Bestäubung entwickeln. Der Reiz zu dieser Entwicklung war von Insektenlarven ausgegangen. Ähnliches wurde durch Larven hervorgerufen bei der Orchidacee *Calanthe*, bei Feigen, bei *Cucurbita pepo*.

An dieser Stelle möge auch noch ganz kurz auf die Ergebnisse eingegangen werden, zu denen die Studien über die Geschlechtsverhältnisse der Blüten des Feigenbaumes, über Domestikation, über Caprifikation und das Verhalten der seine Blütenstände bewohnenden Hymenoptere *Blastophaga grossorum* geführt haben. Nachdem die Studien*) von Solms-Laubach, Paul Mayer und Ravasini dargetan haben, daß, wie schon Linné

*) Wichtigste Literatur: F. Cavolini: Memoria per servire alla storia compiuta del fico e della proficazione. Opusculi scelti sulle scienze e sulle arti, Vol. V: Milano 1782. — G. Gasparrini, Ricerche della natura del Caprifico e del Fico e sulla caprificazione. Rendiconti dell' Accademia di Napoli, Vol. IV (1845). — Graf zu Solms-Laubach, Herkunft, Domestikation und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaums, Abhandl. d. Kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Bd. XXVIII (1882); Die Geschlechtsdifferenzierung der Feigenbäume, Bot. Zeit. 1885. — P. Mayer, Zur Naturgeschichte der Feigeninsekten, Mitt. aus der zool. Station in Neapel, Bd. III, Heft 4 (1882). — R. Ravasini, Die Feigenbäume Italiens und ihre Beziehungen zueinander, Diss. Bern 1911. — E. Leick, Die Kaprifikation und ihre Deutung im Wandel der Zeiten, in Mitt. d. Deutsch. Dendrolog. Gesellschaft, Nr. 34 (1924).

erkannte, die auf den mit ♂ und kurzgriffeligen Gallenblüten ausgestatteten *Cafrificus*-Blütenständen lebenden *Blastophagen* und zwar die weiblichen Tiere beim Besuch der ♀ Feigenbäume den ihnen anhaftenden Pollen unwillkürlich auf die Narben der langgriffeligen ♀ Blüten übertragen und so auch zur Erzeugung von Samen beitragen, hat Leick in seiner zusammenfassenden Darstellung der älteren und neueren Beobachtungen über das Verhalten der *Blastophagen* darauf hingewiesen, daß dieselben abgesehen von der durch sie möglichen Bestäubung auf die mannigfachen Kulturrassen eine in verschieden starkem Maße einwirkende traumatische Reizung ausüben. Der Wundreiz des die ♀ Blüten anstechenden Insekts, das aus pollenfreien Blütenständen des *Caprificus* hervorgeht, kann auch, wie beobachtet wurde, zur Reife der Fruchturnen (nicht der Samen) führen. Außerdem sind aber die meisten Kulturrassen dadurch ausgezeichnet, daß sie ohne Berührung mit *Blastophagen* und ohne Bestäubung schmackhafte Scheinfrüchte ohne keimfähige Samen hervorbringen.

Es hat dann Fitting **Reizwirkungen von Fremdkörpern auf Fruchtknoten** untersucht. Bei vielen tropischen Orchidaceen mit langer Blütezeit genügt das Anfliegen von Pollinarien auf den Narben, um eine rasche Anschwellung des Gynostemiums und das Welken der Blütenhülle hervorzurufen. Fitting^{*)} sehr zahlreiche Untersuchungen ergaben namentlich, daß die verschiedenen Erscheinungen der Postfloration nicht durchweg correlative miteinander verbunden sind, daß das vorzeitige Abblühen, das Schließen der Narbe und das Schwellen des Gynostemiums von der Keimung des Pollens, somit auch von dem Schwellen des Fruchtknotens völlig unabhängig sind. Das Welken der Blütenhülle konnte schon durch leichte Verwundung der Narbe hervorgerufen werden, ferner durch Behandlung mit dem Extrakt aus lebendem oder totem Pollen. Auch bewirkte Behandlung mit dem Extrakt Schließen der Narbe und Anschwellen des Gynostemiums. Fitting konnte zeigen, daß das wirksame Prinzip des Pollens sich an der Oberfläche desselben befindet und daß der Extrakt einer Temperatur von 100° widersteht. Von besonderem Interesse ist, daß der wirksame Körper sich auch am *Hibiscus*-Pollen findet, der auf Orchideenblüten dieselbe Wirkung ausübte wie deren eigener Pollen. Dagegen waren zur Schwellung des Fruchtknotens der Orchideen, Grünwerden desselben und des Perianths, Keimung des Pollens und Eindringen der Pollenschläuche notwendig.

In dieses Gebiet gehören auch die Untersuchungen von F. Laibach und F. Rossner^{**)}. Laibach fand, daß toter und ungekeimter Pollen auf die Narbe von *Origanum vulgare* gebracht, keine Reaktion hervorrufe, daß aber Pollenschläuche, in größerer Menge auf die Narbe gebracht, eine auffallende Abkürzung der Blütendauer (Abstoßen von Krone und Griffel) erzeugen. Dieselbe erfolgt auch, wenn die Narbe völlig entfernt oder funktionsunfähig gemacht wird, aber nicht bei bloßen Verstümmelungen der Narbe.

Rossner stellte Untersuchungen an über 2000 Blüten von 57 Arten an, wobei er die Bestäubung durch Überziehen der Narbe mit einer dünnen Lamelle von Kanadabalsam verhinderte, sodann die Narben verletzte oder die Fruchtknoten anstach. Bei Zwitterblüten führten weder Bestäubung, noch Verletzungen der Narbe oder des Fruchtknotens, noch völliges Entfernen der Narbe zu einer Verkürzung der Blütendauer. Hingegen trat eine solche in der Regel ein, wenn bei Pflanzen mit diklinen Blüten die ♀ bestäubt oder deren Narbe oder Fruchtknoten verletzt oder wenn von den ♂ Blüten die Antheren entfernt wurden.

Geokarpie, Amphikarpie, Heterokarpie. (Eine Zusammenstellung der älteren Literatur über diese Verhältnisse findet man bei Huth, Sammlung naturwissenschaftlicher Vorträge III, Bd. X, Über geokarpe, amphikarpe und heterokarpe Pflanzen, Berlin 1890.)

Geokarpie. Während bei der großen Mehrzahl der Angiospermen die Früchte über der Erde entwickelt werden, sehen wir bei einigen die eigentümliche Erscheinung,

^{*)} Vgl. hierzu H. Fitting, Entwicklungsgeschichtliche Probleme der Fruchtbildung, Biol. Centralblatt XXIX (1909); Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände, Zeitschr. f. Botanik I (1909) Heft 1; Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten, Zeitschr. f. Botanik II (1910) Heft 4.

^{**)} F. Laibach, Die Bestäubung der Narbe und des Griffels für die Blütenentwicklung von *Origanum vulgare*, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXXVIII (1920) 43—54. — F. Rossner, Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bestäubung und Blütendauer, in Bot. Archiv III (1923) 61—128.

daß von den chasmogamen Blüten nur die am Grunde oder wenigstens dem Erdboden nahe stehenden zur Samenbildung gelangen, nachdem ihre jungen Früchte von oben her in den Boden hineingestoßen oder von unten her in denselben hineingezogen worden sind. So ist es bei der Erdnuß *Arachis hypogaea* L., wo sich zwischen Kelch und Frucht ein langes Gynophor (Karpophor, Karpopodium) entwickelt, ganz ähnlich bei der in Togo kultivierten Kandelabohne *Kerstingiella geocarpa* Harms, sowie bei *Trigonella Aschersoniana* Urb.; auf andere Art erfolgt das Einbetten in den Boden bei den Leguminosen *Voandzeia subterranea* Pet. Th. (Fig. 121), *Trifolium subterraneum* L. im Mediterrangebiet und *Astragalus hypogaeus* Ledeb. in Sibirien, bei den Cruciferen *Morisia monanthos* Aschers. in Sardinien und *Geococcus pusillus* Drum. in Australien, *Okenia hypogaea* Schlecht. et

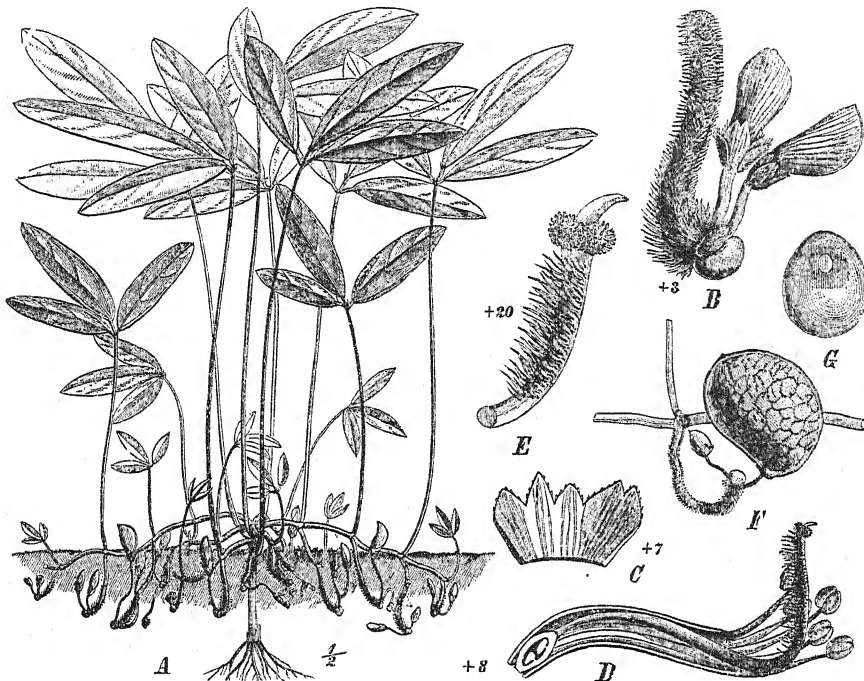


Fig. 121. *Voandzeia subterranea* Thouars. A ganze Pflanze mit unter der Erde reifenden Früchten; B Ende des Blütenstandstieles mit 2 Blüten; C Kelch ausgebreitet; D Staub- und Pistill; E Griffelende; F Hülse mit dem Ende des Blütenstandstieles; G Same. (Nach Harms.)

Cham., einer Nyctaginacee Mexikos, bei der kleinen abyssinischen Convolvulacee *Nephrrophyllum abyssinicum* A. Rich. Bei *Plantago cretica* L. gelangt das befruchtete Blütenköpfchen durch Niederlegen des Infloreszenzstieles in den Boden, und bei *Cyclamen* wird durch spirale Zusammenrollung des Blütenstieles die Frucht in die Erde gezogen, wo sie überwintert und über welche sie nach der Reife wieder heraustritt. Die Geokarpie ist schwieriger zu erklären, als die Amphikarpie. Diese Pflanzen haben chasmogame Blüten, nach deren Befruchtung über der Erde in den meisten Fällen, sei es durch geotropisches Wachstum des Trägers des Blütenstandes (*Trifolium subterraneum*), sei es durch solches des Blütenstieles (*Morisia*), sei es durch solches des Karpophors (*Arachis*, *Kerstingiella*) die jungen Früchte in den Boden getrieben werden und dort reifen; dies ist aber nur bei den unteren Blüten der Fall; denn die oberen gelangen, auch wenn sie befruchtet werden, nicht zur Fruchtentwicklung, fallen vielmehr ab, wie dies am deutlichsten bei *Arachis hypogaea* wahrzunehmen ist. Vielleicht ist diese Erscheinung so zu erklären, daß die rasche Entwicklung der am Grunde stehenden und zuerst befruchteten Blüten zu sehr viel Kohlenhydrate verbrauchenden Früchten der Fruchtentwicklung der später erzeugten und später befruchteten oberen Blüten hinderlich ist. Eine physiologische Ursache für die starke



Fig. 122. *Cardamine chenopodiifolia* Pers., amphikarp, über der Erde mit chasmogamen Blüten und Schotenfrüchten, unter der Erde mit Schötchenfrüchten, welche aus kleistogamen Blüten hervorgegangen sind. (Nach Prantl.)

arguta Sol. auf den Kanaren; die Orobanchacee *Phelipaea lutea* Desf., *Catananche lutea* L., *Emex spinosus* (L.) Campdera (nach Murbeck) im Mediterrangebiet; *Commelina bengalensis* L. in Ostindien.

Von manchen Autoren (Gérard 1800, Grisebach 1878, Huth 1891) ist die Amphikarpie wie die Geokarpie teleologisch so aufgefaßt worden, daß sie eine Schutz-

Verlängerung des Karpophors bei *Arachis* und *Kerstingiella* vermag ich vorläufig nicht anzugeben.

Während bei den besprochenen Arten die Geokarpie dadurch zustande kommt, daß oberirdisch erzeugte Blüten in den Boden hineingestoßen werden, finden wir bei tropischen caulifloren Holzgewächsen die Erscheinung, daß sie an dem ± dicken Hauptstamm nicht nur in einiger Entfernung über der Erde stammbürtige Blüten und Früchte hervorbringen, sondern auch dicht am Grunde des Stammes, so bei den Leguminosen *Cynometra cauliflora* L. und Arten von *Brownea*, desgleichen bei *Ficus glomerata* Roxb.

Daran schließt sich eine andere auffallende Erscheinung bei einzelnen tropischen Holzgewächsen, die darin besteht, daß am Grunde des Stammes lange, geißelartige, sich verzweigende Äste entspringen, welche Blüten und daraus hervorgehende Früchte tragen, die bisweilen in der Erde stecken bleiben, wie bei *Ficus geocarpa* Miq. auf Java, oder dicht über dem Boden zur Entwicklung kommen, wie bei *Anonahrizantha* Eichl. in Brasilien und der Flacourtiacee *Paraphyadanthé flagelliflora* Mildbr. in Süd-Kamerun. (Vgl. Engler, Die Pflanzenwelt Afrikas III. Bd. [1921] S. 564 Fig. 250 in Engler u. Drude, Vegetation der Erde IX.) Ähnliche Fälle werden beschrieben und abgebildet von S. H. Koorders in Ann. Jard. bot. Buitenzorg XVIII (1902) 82—91.

Zu bemerken ist noch, daß hypogäische Fruchtbildung bei der Gattung *Stylochiton* aus der Familie der *Araceae* dadurch zustande kommt, daß die den Blütenstand umschließende Spatha mit ihrem unteren röhrigen Teil in der Erde bis zur Fruchtreife versenkt bleibt, so bei *St. hypogaeus* Lepr. und *St. lancifolius* Kotschy et Peyr.

Amphikarpie tritt auf bei Pflanzen, welche gleichzeitig oberirdische chasmogame und unterirdische kleistogame Blüten entwickeln. Solche Pflanzen sind *Vicia angustifolia* Roth. var. *amphicarpa*, *V. pyrenaica* Pourr., *Lathyrus sativus* L. var. *amphicarpus*, *L. setifolius* L. im Mediterrangebiet; *Trifolium polymorphum* Poir. im extratropischen Südamerika; *Galactia canescens* Benth., *Milium amphicarpum* Pursh, *Amphicarpaea monoica* Ell. und *A. sarmentosa* Ell. et Nutt., *Polygala polygamum* Hook. in Nordamerika; *Cracca heterantha* (Griseb.) Harms (*Tephrosia heterantha* Griseb.) in Bolivia und Argentinien nach G. Hieronymus und R. E. Fries, unter *Neocracca Kuntzei* (Harms) O. Ktze. in Arkiv für Bot. III [1904] Nr. 9; *Cardamine chenopodiifolia* Pers. in Argentinien; *Vandellia sessiliflora* Benth., *Oxalis acetosella* L., *Viola sepincola* Jord., die Scrophulariaceen *Linaria cymbalaria* L., *L. spuria* Mill. und *L. elatine* Mill. in Mitteleuropa; *Scrophularia*

vorrichtung sei, die dazu diene, die Früchte vor dem Zahn der weidenden Tiere sicherzustellen. Dem ist entgegenzuhalten, daß die erste Ursache für das verhältnismäßig doch sehr seltene, nur ausnahmsweise auftretende Verhalten, welches einige Vorteile gegenüber den oberirdisch erzeugten Samen gewährt, sicher eine physiologische, mit andern Eigentümlichkeiten der in Rede stehenden Pflanzen zusammenhängende ist. Die erste Ursache für die Amphikarpie und auch die Geokarpie muß die sein, daß diese Pflanzen die zur Blütenbildung notwendigen Stoffe entweder schon bereit haben, wenn sie ihre unteren Blätter am Hauptstengel (*Cardamine chenopodiifolia*) hervorgebracht haben, oder wenn ihre unteren dem Boden anliegenden oder in denselben eindringenden Seitensprosse entwickelt sind (*Vicia amphicarpa*, *Lathyrus amphicarpus* und andere). Fast alle amphikarpen Pflanzen besitzen aber entweder in ihrem Nährgewebe oder in ihren Embryonen reichliche Nährstoffe, welche eine frühzeitige Entwicklung von basalen Seitensprossen und eine Entwicklung von Blüten schon am Grunde der Hauptsprosse begünstigen. Diese erste Ursache ist aber allein zur Entstehung von Amphikarpie nicht hinreichend; denn es gibt eine sehr große Zahl von Pflanzen, welche niederliegende, auch in den Boden eindringende oder schon unter der Erde entstehende Sprosse mit Blütenanlagen entwickeln, bei denen aber doch immer die Blüten tragenden Stengel oder Äste über die Erde treten und über derselben Früchte reifen, namentlich auch zahlreiche Leguminosen, deren Samen ebenso nachgestellt werden könnte, wie denen von *Lathyrus amphicarpus* und *Vicia amphicarpa*. Dazu kommt, daß *Lathyrus amphicarpus* nur als eine biologische Varietät des aërokarpischen *L. sativus*, *Vicia amphicarpa* als eine solche der *Vicia sativa* anzusehen ist, daß *Lathyrus setifolius* bald nur aërokarpe, bald amphikarpe vorkommt. Dies zeigt, daß die Amphikarpie vielfach noch eine individuelle Variation ist, die davon abhängt, ob ein Pflanzenstock schon bei der Entwicklung der unteren Sprosse zur Bildung von Blüten sprossen vorzuschießen vermag, ob er gewissermaßen dort schon die Blütenstoffe vorrätig hat. Fabre (Observations sur les fleurs et les fruits hypogés du *Vicia amphicarpa*, in Bull. de la Soc. bot. de France II [1855] 503) hat sogar bei *Vicia amphicarpa* zwei sehr wichtige Experimente gemacht: er hat oberirdische Zweige mit Blütenanlagen in den Boden eingesenkt und dadurch erreicht, daß derselbe etioliert wurde und die Blüten unter der Erde Früchte mit nur wenigen dicken Samen hervorbrachten, wie dies bei den von selbst unter der Erde entwickelten Blüten der Fall ist; andererseits entwickelten unter der Erde angelegte Blütenzweige, über die Erde gehoben, mit gefärbten Petalen versehene Luftblüten und wie die gewöhnlichen chasmogamen Blüten von *Vicia amphicarpa* oder *Vicia angustifolia* Früchte mit einer größeren Anzahl kleinerer Samen. Hieran schließen sich auch die Erfahrungen, welche Kerner v. Marilaun mit *Viola sepincola* Jordan machte. Dies Veilchen erzeugt an schattigen Standorten zwar im Laub versteckte oder unter der Erde geborgene kleistogame Blüten, dagegen an zeitweilig besonnten Stellen neben den kleistogamen Blüten auch chasmogame und duftende Blüten an aufrechten Stielen. Wenn in diesen Fällen die Umbildung so rasch gelang, so erscheint es befremdlich, daß eine so große Zahl von Pflanzen, die niederliegende Stengel mit dem Boden genäherten Blüten besitzen, nicht zur Amphikarpie gelangt ist; aber es ist eben mit der Annäherung an den Boden, mit dem Eindringen von Blütenknospen in denselben noch nicht alles geschehen, was zur Amphikarpie führt; es müssen vor allen Dingen die Blüten kleistogam werden können, wenn die Bestäubung unter dem Boden erfolgen soll. Diese zweite Bedingung ist bei allen zwittrblütigen amphikarpen Pflanzen vorhanden und auch bei dem unter der Erde reifenden *Milium amphicarpum* Pursh, bei dem die oberen Blüten in der Regel nicht mehr zur Fruchtbildung gelangen. Eine gemeinsame Erscheinung der amphikarpen Pflanzen ist auch die, daß unter der Erde die Blütenstiele etwas länger werden, die Stempel dagegen etwas kürzer und ärmer an Samenanlagen, die Samen jedoch etwas größer als bei den oberirdischen Luftblüten. Das Längerwerden der Blütenstiele ist eine bei der unterirdischen Entwicklung ziemlich selbstverständliche Etiolierungserscheinung; auch das Kürzerwerden der Stempel und die damit zusammenhängende Reduktion der Zahl der Samenanlagen ist darauf zurückzuführen, daß unter der Erde alle Blattgebilde kürzer bleiben, saftreicher sind und sich weniger fortentwickeln, als wenn sie über die Erde treten; auch das Fleischigwerden der Carpelle steht mit der Etiolierung im Zusammenhang. Wenn aber weniger Samenanlagen in den einzelnen Carpellen vorhanden sind und, wie es bei den unterirdischen Blütenständen die Regel ist, eine geringere Anzahl von Blüten angelegt wird, so ist auch leicht verständlich, daß die wenigen an einem

unterirdischen Blütenzweige vorhandenen Samenanlagen zu größeren Samen werden als die zahlreicheren Samenanlagen der oberirdischen Blütenzweige.

Besondere Beachtung verdient noch die westafrikanische Urticaceae *Fleurya podocarpa* Wedd., welche monözisch ist, bald nur aërokarp, bald amphikarp ist; aber, da sie nur dikline monözische Blüten besitzt, nicht kleistogame Blüten entwickeln kann. Da die ♂ Blüten sehr reichlich Pollen produzieren, hatte ich angenommen, daß die wohl mehr



Fig. 123. *Tragia volubilis* L. A Habitusbild, B einsamige Frucht, C normale Frucht.

am Boden als im Boden liegenden Pistille durch Pollen, den Tiere, vielleicht Regenwürmer, zufällig an die Narben bringen, befruchtet werden. Leider ist bis jetzt der Sachverhalt an Ort und Stelle nicht untersucht worden. Jedenfalls haben wir bei dieser Pflanze es mit einem eigenartigen Fall von Amphikarpie zu tun. (Vgl. A. Engler, Über Amphikarpie bei *Fleurya podocarpa* Wedd. nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Erscheinung der Amphikarpie und Geocarpie, in Sitzber. Preuß. Akad. d. Wiss. 1895.) Eingehende Beschreibungen der Amphikarpie bei *Emex spinosus* (L.) Campdera, *Scrophularia arguta* Soland. und *Catananche lutea* L. findet man in der Schrift von Murbek: Über einige amphikarpe nordwestafrikanische Pflanzen, Öfversigt af Kongl. Vetenskabs-Akademiens Förhandlingar 1901 Nr. 7.

Heterokarpie bezeichnet das Vorkommen von verschiedenartigen oberirdischen Früchten bei derselben Pflanze. Man wird aber gut tun, wenn man unterscheidet zwischen den Pflanzen, bei welchen Heterokarpie auf demselben Blütenstand stattfindet, und zwischen denjenigen, bei welchen die Früchte verschiedener Blütenstände in Form und Größe abweichen. Die ersteren, welche namentlich bei Compositen und Umbelliferen auftreten, sind beeinflusst durch ihre Stellung im Blütenstand. Während z. B. bei den Gattungen *Brachyris*, *Anatis* (*Gutierrezia*), *Ximenesia* die Scheibenblüten geflügelt oder mit Pappus versehen sind, ist dies bei den Randblüten nicht der Fall; bei *Calendula* und *Sanvitalia* kommen sogar auf demselben Blütenköpfchen dreierlei Früchte vor. Nicotraz zeigte in seiner Abhandlung »Sull' heteromorfismo carpico (Nuovo Giorn. bot. ital. XVII [1910]), daß die tauben Achänen der heterokarpischen Compositen gewöhnlich die paläotropischen Merkmale behalten, nämlich meistens von einem Pappus gekrönt sind, während die fertilen Früchte keinen solchen mehr besitzen. Vom teleologischen Standpunkt aus sollte man das Gegenteil erwarten. *Catananche lutea* bildet dreierlei Früchte auf zweierlei Blütenständen, größere Blütenstände mit kleinen, 5grannigen und geflügelten Achänen in der Mitte, mit dickeren und nicht begrannnten Achänen an der Peripherie, kleinere 1 bis 2blütige, also reduzierte Köpfchen in den Achseln der grundständigen Blätter, nur wenig über die Erde hervortretend mit unterirdischen dicken unbegrannnten Achänen. Bei Umbelliferen, z. B. *Torilis nodosa*, sind häufig die peripherischen Früchte mit einer fruchtbaren inneren Teilfrucht und einer sterilen oder schwächer entwickelten äußeren Teilfrucht versehen, während die zentralen Früchte alle regelmäßig sind.

Heterokarpie in verschiedenen Blütenständen finden wir bei *Heterocarpus Fernandezianus* Phil., einer Crucifere auf Juan Fernandez, welche sich so verhält wie *Cardamine chenopodiifolia*, ohne jedoch ihre basalen Sprosse in die Erde zu versenken: ferner bei *Desmodium heterocarpum* DC. in Ostindien, welches unten 1samige, oben 5- bis 7samige Hülsen entwickelt. Hier ist Etiolement nicht die Ursache für die Verkürzung der Carpelle, vielmehr scheint dieselbe hier nur von dem verschiedenen Reichtum an assimilierten Stoffen im unteren und oberen Teil des Sprosses abzuhängen. Sehr eigenartige Heterokarpie beschreibt Ernst Ule (in Englers Bot. Jahrb. XXXVI Beibl. 81 S. 95, Fig.) von der Euphorbiacee *Tragia volubilis* L. (Fig. 123) und verwandten Arten in der südamerikanischen Hylaea; die Pflanze trägt einmal dreifächerige Kapseln, wie andere Euphorbiaceen, dann aber einsamige Kapseln, welche mit drei Schnäbeln, 2 langen und 1 kurzem, versehen sind; es sind nämlich von den 3 Coccen 2 fehlgeschlagen und die beiden Klappen der dritten haben sich zu langen Hörnern ausgestülpt, das Schlitzende der Naht ist ebenfalls zu einem meist kürzeren Horn ausgewachsen. Die 3samigen Früchte erhalten die Art an ihrem Standort, die 1samigen dagegen verhalten sich wie Klettfrüchte und dienen der weiteren Verbreitung der Pflanze.

Eine größere Abhandlung über Heterokarpie verfaßte Delpino: Eterocarpia ed eteromericarpia nelle Angiosperma, Memorie della R. Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna, 5 Ser., Tomo IV (1894). Eine recht große Zahl von heterokarpischen Fruchtbildungen bespricht Huth in seiner Schrift: Heteromerikarpie und ähnliche Erscheinungen der Fruchtbildung, in Abhandl. u. Vorträge aus dem Gesamtgebiet der Naturwissenschaften IV. 8 (1895).

XVI. Keimung.

A. Keimung der Samen nach ihrem oder der Früchte Abfall von der Mutterpflanze.

Entsprechend der großen Mannigfaltigkeit der Früchte und Samen der Angiospermen sind auch deren Keimungsverhältnisse sehr verschieden. Einzelne Samen besitzen eine sehr kurze Dauer der Keimfähigkeit und keimen bald, nachdem sie aus den Früchten entlassen sind, so die Samen von *Corydalis cava* und verwandten Arten, von *Melampyrum*, *Euphrasia*, *Pedicularis*; ferner von *Ulmus*, *Salix* und vielen *Leguminosae-Papilionatae*. Im zweiten Jahr keimen erst die Arten von *Fraxinus* und *Carpinus*, im vierten bis siebenten Jahr *Euphorbia cyparissias*. Manche trocken aufbewahrte Samen keimen noch nach Jahrzehnten, so *Eucalyptus calophylla* nach 20, *Lavatera* nach 64, *Acacia longifolia* nach 51, *Trifolium* nach 68, *Cytisus* nach 84, *Cassia* nach 87 Jahren.

Nach Casimir de Candolle (Sur la vie latente des graines, in Archives des sciences physiques et naturelles, 3. periode, XXXIII [1895] 509) hat Girardin Bohnensamen, welche sich seit mehr als 100 Jahren in dem Herbar Tourneforts befanden, keimen sehen, und im Jahre 1850 säte R. Brown Samen aus, welche seit mehr als

150 Jahren sich in der Sammlung von Sir Hans Sloane befanden; es kamen mehrere zum Keimen, besonders einer von *Nelumbium speciosum*.

A. J. Ewart hat in seiner Schrift: On the Longevity of Seeds, in Proceed. Roy. Soc. Victoria XXI (Melbourne 1908) eine sehr wertvolle Darstellung über die Lebenskraft und Keimfähigkeit der Samen auf Grund von Versuchen mit über 2000 Arten gegeben. Die Vitalität der Samen ist nach diesen Versuchen im wesentlichen eine erbfähige Eigentümlichkeit der Arten. Langlebige Samen, wie sie bei zahlreichen *Leguminosae*, *Malvaceae* und *Myrtaceae* vorkommen, dann auch bei *Nymphaeaceae*, *Labiatae*, *Iridaceae* u. a., zeigen keine besonderen Einrichtungen für Verbreitung durch Wind, Wasser oder Tiere. Sie verbreiten sich eben statt im Raume in der Zeit. Alle schwerkeimenden, langlebigen Samen besitzen eine Cuticula, welche künstlich nur durch starke Eingriffe, z. B. durch Anwendung von Alkalien oder Säuren, am besten durch Schwefelsäure, wie Miss J. White in Ewarts Abhandlung dargetan hat, zum Keimen kommen. Auch stellte Ewart fest, daß im Walde noch bei 20 bis 30 cm Tiefe durchaus keimfähige *Acacia*-Samen im Boden liegen. Nach Ewart zeigen auch die widerstandsfähigsten Samen nach 50–100 Jahren einen deutlichen Abfall des Keimungsprozents, und es läßt sich feststellen, daß das absolute Maximum ihrer Lebensdauer wohl zwischen 150–250 Jahren bei den Leguminosen, zwischen 50 und 150 Jahren bei Malvaceen und Nymphaeaceen liegt, während es bei den Myrtaceen und anderen mit 50 Jahren höchstens erreicht sein wird. (Siehe auch Referat von Diels über die wichtige Abhandlung in Englers Bot. Jahrb. XLIII [1909] Literaturbericht S. 1, 2). Es wurde auch festgestellt, daß man Samen ihren Gehalt an Wasser durch Aufenthalt über Schwefelsäure oder Chlorcalcium oder in trockener warmer Luft von 100–150° langsam entziehen kann, ohne ihre Lebensfähigkeit zu zerstören.

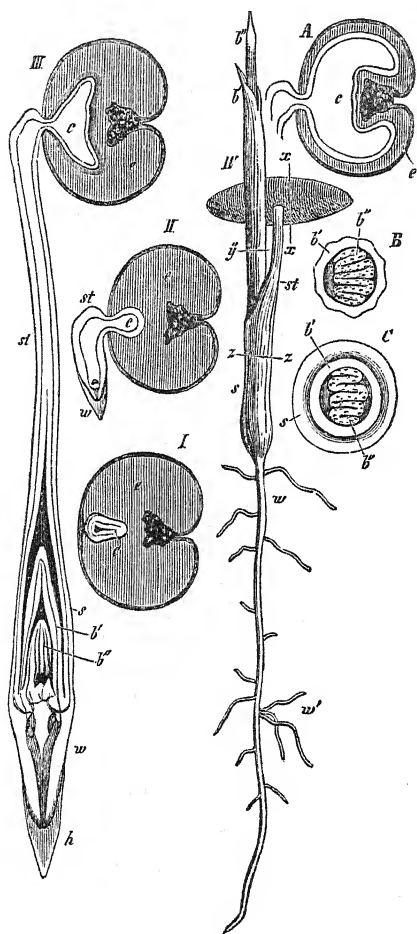


Fig. 124. Keimung der Dattel, *Phoenix dactylifera* L. I Querschnitt des ruhenden Samens, e Endosperm, c Embryo; II, III Keimung, Querschnitt des Samens (verg.); e Endosperm, c Spitze des Kotyledons, st dessen Stiel, s dessen Scheide, w die Hauptwurzel mit der Haube h; b, b' die auf den Kotyledon folgenden Blätter. IV weiteres Stadium (nat. Gr.), w' Nebenwurzeln. A Querschnitt des Samens im Zustande IV bei xx; der Gipfel des Kotyledons hat den Raum des Endosperms eingenommen. B Querschnitt des Pflänzchens bei xy, C bei zz. (Nach Sachs.)

Die Keimung wird in hohem Grade von Dunkelheit, Licht, Feuchtigkeit und Wärme beeinflusst, aber bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Bei vielen Arten (*Drosera*, *Delphinium*, *Nigella sativa*) wirkt das Licht verlangsamernd auf die Keimung; aber bei anderen, namentlich bei einigen Gräsern, wirkt es im Gegenteil auf die Keimung fördernd. Auch hat Kinzel nachgewiesen, daß niedrigere Temperatur die keimungshemmende Wirkung des Lichtes bei *Nigella* aufhebt, und daß namentlich Frost und Licht zusammen die Keimung vieler Samen, namentlich

alpiner Arten, begünstigen. Abgesehen von der praktischen Bedeutung dieser Verhältnisse sind sie auch von Bedeutung für ökologische Forschungen auf dem Gebiet der Formationskunde. Es sei daher hier besonders aufmerksam gemacht auf die Schriften von W. Kinzel: Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung (Stuttgart, Eugen Ulmer, 1913); Nachtrag I. Erläuterungen und Ergänzungen, Nachtrag II (1920); ferner auf das Sammelreferat von E. Lehmann, Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung, im Jahresbericht der Vereinigung für angewandte Botanik VIII (1910) 248—257 mit Literaturverzeichnis.

Die Keimung kann kurz oder langsam vor sich gehen; im allgemeinen geht die Keimung rascher vor sich, wenn die Kotyledonen Reservestoffe gespeichert haben, welche von den in ihnen erzeugten Fermenten gelöst werden. Bei Samen mit Nährgewebe scheiden die Kotyledonen die Fermente aus und wirken mit ihrer ganzen Oberfläche oder einzelnen Teilen als Saugorgane (s. S. 128 und Fig. 124). Bei manchen Palmen dauert die Aufsaugung des Nährgewebes bisweilen 1—8 Jahre. Bei den sehr kleinen, keine oder nur sehr wenig Nährstoffe enthaltenden feilsparartigen Samen der Orchidaceen erfolgt die Keimung fast nur auf Substrat, welches die die Wurzeln dieser Arten bewohnende Mycorrhiza enthält. Diese dringt vom Suspensor aus in die Samen ein. (Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen, 1909). Die gewöhnlich keine Kotyledonen entwickelnden Embryonen der echten Parasiten von *Orobancha* und *Lathraea* kommen nur zur Entwicklung auf den Wurzeln ihrer Nährpflanzen.

An dem Keimling der autotrophen Angiospermen unterscheiden wir dieselben Teile wie bei den Gymnospermen. Vgl. Fig. 125. Die Keimung ist entweder hypogaeisch, im Boden ohne Zutritt des Lichtes oder epigaeisch; bisweilen kommt beides in derselben Gattung vor, so keimt *Phaseolus vulgaris* epigaeisch, hingegen *Ph. multiflorus* hypogaeisch. Die hypogaeische Keimung tritt besonders häufig bei Dikotyledonen mit großen dicken Keimblättern auf, welche in der Samenschale verbleiben und dem zwischen den Keimblättern hervortretenden epikotylen Knospen die Nährstoffe für die weitere Entwicklung liefern. Die Keimblätter sind in den meisten Fällen ganzrandig, schmal lineal bis eiförmig, seltener am oberen Ende ausgerandet (*Gernmium sanguineum*, *Cuphea silenoides* [Lythraceae]), bis 2lappig (*Pentapetes phoenicea* [Sterculiaceae], *Convolvulus soldanella*, *Ipomoea purpurea*), zweispaltig (*Eschscholtzia californica*), dreiteilig (*Lepidium sativum*), doppelt zweispaltig (*Pterocarya caucasica*), handförmig gespalten (*Tilia*).

B. Bioteknose (Keimung von Samen an der Mutterpflanze). Schließlich ist noch auf die Erscheinung der »viviparen« Keimung (nicht zu verwechseln mit viviparer Fortpflanzung durch Knospen) aufmerksam zu machen. Dieselbe ist besonders ausgeprägt bei einigen Gattungen der Rhizophoraceen (*Rhizophora*, *Bruguiera*, *Kandelia*), welche für die Mangrovenformation in den Mündungsgebieten der tropischen Flüsse und an flachen Küsten charakteristisch sind. In der hängenden Frucht entwickelt sich der Embryo des einzigen Samens zum heranwachsenden und senkrecht herunterhängenden Keimling, dessen Keimblätter das Nährgewebe aufsaugen, während sich auf Kosten dieser Nährstoffe ein in der unteren Hälfte sich stark verdickendes keulenförmiges Hypokotyl entwickelt, das bei *Rhizophora mangle* bis 1 m lang werden kann. Der Keimling mit dem Knospen fällt schließlich von der Frucht ab, während die ausgesaugten

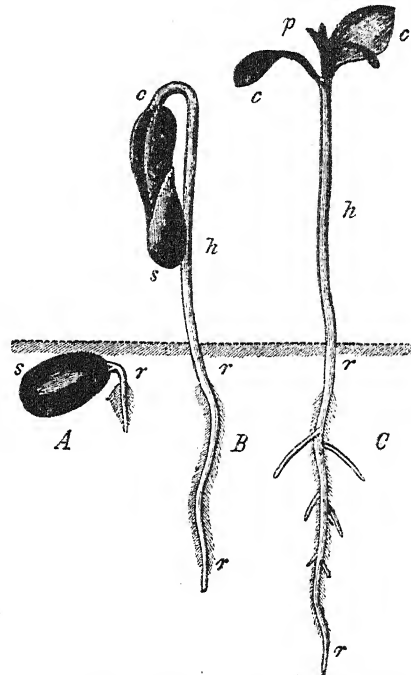


Fig. 125. Keimung von *Linum usitatissimum* L.; s Samen, r Wurzeln, h Hypokotyl, c Keimblätter, p Plumula.

Keimblätter in dem am Baume bleibenden Perikarp stecken bleiben; vermöge der Schwere des unteren Endes ist er beim Herabfallen in senkrechter Lage in den Schlamm eingedrungen, treibt Wurzeln und entwickelt sein Knöspchen. Auch bei der Myrsinacee *Ardisia crenata* Roxb. keimt der Samen schon in der Frucht aus und durchbricht mit seinem 1 cm langen Hypokotyl das rote Perikarp der noch am Strauch sitzenden Beere. Ähnlich ist bei der Myrsinacee *Aegiceras majus* Gärtn., welche in den Mangrovenbeständen am Indischen Ozean vorkommt, der einzige Embryo schon in der Frucht zu einem einige Zentimeter langen Keimling entwickelt, der aus der seitlich sich öffnenden Frucht entlassen wird. Über die »Viviparie« bei der Verbenacee *Avicennia officinalis* L. vgl. S. 99. Hierzu ist noch zu bemerken, daß bei der südamerikanischen *Avicennia tomentosa* Jacq. und der westafrikanischen *A. nitida* Jacq. die Frucht am Baum aufspringt, bei der ostafrikanischen und asiatischen *A. officinalis* L. erst im Wasser; aber schon in der Frucht ist der Embryo mit vorspringenden Seitenwurzeln und deutlicher Plumula versehen. Auch in der einsamigen Frucht der Cucurbitacee *Sechium edule* Sw. entwickelt sich der Embryo sehr weit und sprengt die Fruchtwandung. Auch auf die Araceen *Cryptocoryne retropiralis* (Roxb.) Fisch. und *Typhonoderum Lindleyanum* Scott sei hier hingewiesen. Für alle diese Erscheinungen des Keimens von Samen an der Mutterpflanze hat J. Mattfeld das Wort Bioteknose (τέκνωσις Gebären) vorgeschlagen in der Abhandlung, Über einen Fall endocarper Keimung bei *Papaver somniferum* L. [Verhandl. des Botan. Vereins der Prov. Brandenburg LXII (1920)]. Von der typischen Bioteknose sind als mehr zufällige Erscheinungen von endocarper Keimung der Samen in den Organen der Mutterpflanze folgende Fälle aufzufassen: Samen von *Cucurbita*, *Citrus*, *Carica papaya*, *Persea gratissima* (nach A. Braun), *Hohenbergia strobilina* (nach Goebel), Kakteen, Äpfeln und Tomaten (also bei Früchten mit fleischiger Hülle), ferner in den durch Regenwasser reichlich angefeuchteten Trockenfrüchten von *Juncus*, *Epilobium*, *Agrostemma* (nach A. Braun), *Papaver somniferum* (nach Mattfeld), *Tetranema mexicanum* (nach Pax), *Dryobalanops camphora* (nach Goebel); nach Kanitz wird die Frucht von den Embryonen gesprengt. Typisch scheint die Embryoentwicklung in der Frucht bis zum Keimen zu kommen bei *Impatiens Roylei* Walp., *Tillandsia tenuifolia* L. (nach Harshberger), der Gesneriacee *Monophyllaea* (nach Figdor), der Bambusee *Melocanna bambusoides* nach Stapf). So läßt sich nach Mattfeld eine allmähliche Stufenfolge von der gelegentlichen endokarpen Keimung bis zur typischen Bioteknose erkennen.

C. Viviparie. Mattfeld schlägt in seiner Abhandlung vor, den Begriff der Viviparie auf die Entwicklung von abfallenden und selbständig lebens- und entwicklungsfähigen Laubsprossen, Knospen oder Bulbillen in der Blütenregion an Stelle von Blüten zu beschränken, wie dies schon Potonié (Biolog. Zentralbl. XIV [1894] 11—20) getan hat. Echt vivipare Pflanzen sind demnach z. B. *Poa bulbosa* L. var., *bulbifera*, *Allium vineale* L., *Agava rigida* Mill. var. *sisalana* Perrine, *Fourcroya gigantea* Vent., *Polygonum viviparum* L., *Eryngium viviparum* Gay, *Saxifraga cernua* L. und *S. bulbifera* L.

Als Nachschlagewerk für Studien über gewöhnliche Keimpflanzen der meisten Familien kann dienen: J. Lubbock, A contribution to our knowledge of seedlings, 2 voll. 8° with 684 figures, London 1892. Mehr über die physiologischen Verhältnisse bei der Keimung gibt umfassende Belehrung die Abhandlung von G. Klebs, Beitr. zur Morphologie und Biologie der Keimung, in Pfeffer, Untersuch. a. d. botan. Inst. zu Tübingen, I. 1885.

XVII. Über Versuche, die Angiospermen von älteren Abteilungen des Pflanzenreiches abzuleiten.

Versuche, die Angiospermen von älteren Abteilungen des Pflanzenreiches abzuleiten, konnten erst dann ernst genommen werden, als man eine gründliche Kenntnis von der Beschaffenheit der haploiden Generation der Angiospermen gewonnen hatte und in der Lage war, die einzelnen Phasen derselben mit denen der Gymnospermen zu vergleichen, bei denen die Siphonogamie ebenso wie bei den Angiospermen gegenüber dem asiphonogamen Fortpflanzungsprozeß der Pteridophyten zu einem besonders wichtigen Merkmal geworden war. Es ist begreiflich, daß man begierig nach Vorgängen suchte, welche eine Möglichkeit eröffneten, die Abstammung der Angiospermen von den Gymnospermen abzuleiten. Da man aber nur von den noch lebenden Gymnospermen, den Cyca-

daceen und Coniferen, die Haploidgeneration genau kannte, war es das nächstliegende, den Anschluß für die Angiospermen zunächst bei den Coniferen zu suchen.

Während die Beschaffenheit der Staubblätter der Angiospermen von der der Gymnospermen sehr verschieden ist, ergeben sich bei den Versuchen, die männliche (σ) Haploidgeneration der Angiospermen von denen der Gymnospermen abzuleiten, kaum Schwierigkeiten. Unter den Coniferen gibt es Gattungen (*Torreya*), bei welchen das Pollenkorn außer dem Pollenschlauch nur den Kern einer sterilen Schwesterzelle und 2 Spermazellen erzeugt. Von dieser haploiden Generation zu der der Angiospermen mit Pollenschlauch und der 2 Spermakerne erzeugenden Spermatumutterzelle (Antheridialmutterzelle) ist nur ein kleiner Schritt. Aber anders verhält es sich mit der weiblichen (φ) Haploidgeneration. Bei den Coniferen finden wir im Embryosack ein Prothallium mit 2 bis mehr Archegonien am oberen Ende, und am Archegonium unterscheiden wir Eizelle, Bauchkanalzelle und kurze Halszellen, wie bei der φ Haploidgeneration der Pteridophyten, von denen die der Gymnospermen nur durch die Siphonogamie wesentlich abweicht. Bei der φ Haploidgeneration der Angiospermen haben wir zahlreiche Variationen eines skernigen Embryosacks, sowohl Variationen mit weniger als 8 Kernen, wie auch solche mit mehr bis 16. Immer finden wir an dem einen Pol der keimenden Megaspore den Eiapparat*), dessen Entwicklung von der der Gymnospermen-Archegonien verschieden ist, an dem andern (chalazalen) Pol die vegetativen, ein rudimentäres Prothallium darstellenden Antipoden und die an der Ausbildung des als Nährgewebe dienenden Prothalliums beteiligten Polkerne. Trotz dieser Verschiedenheiten hat Porsch**) es versucht, die Megaspore der Angiospermen von der der Gymnospermen abzuleiten. Er geht aus von einem Endosperm und mehrere (15) Archegonien enthaltenden *Sequoia*-Typus, über einen 5 Archegonien enthaltenden Cupressaceentypus zu einem 3 Archegonien aufweisenden *Ephedra*-Typus. Dann kommt er zu hypothetischen Zwischenformen, ohne Endosperm mit Archegonien, welche 4 Halswandzellen besitzen; weiter zu ebensolchen, die nur 2 Halswandzellen an jedem Archegonium haben und bei denen die Bauchkanalkerne zweier Archegonien frei werden. Lei dem letzten hypothetischen Typus verteilen sich die 8 Kerne im Embryosack auf 2 Archegonien mit je 1 Eizelle, 2 Halszellen (Synergiden) und 1 Bauchkanalzelle (Polkern). Das eine Archegonium steht am Mikropylende. Weiterhin nimmt Porsch an, daß der andere von den beiden Eiapparaten an das Chalazaende rückt und die beiden »Bauchkanalkerne« in der Mitte der Megaspore zu den Polkernen werden. Schließlich verlor nach der Vorstellung von Porsch das Antipodialarchegonium seinen Charakter als Geschlechtsapparat und die Bauchkanalkerne vereinigten sich. Man sieht, welcher Reihe von Hypothesen es bedarf, um von der Haploidgeneration der Gymnospermen zu der der Angiospermen zu gelangen. Aber nach wirklichen Übergängen sucht man vergebens. Gegen die Hypothesen von Porsch spricht sich auch P. N. Schürhoff in seiner Abhandlung zur Phylogenie des angiospermen Embryosacks (Berichte der Deutsch. bot. Ges. XXXVII [1919] 161) aus. Er sieht die eine Synergide als homolog der Bauchkanalzelle, die andere Synergide als nachträglich abgegrenzte Zelle des vielkernigen Prothalliums an. Es würde zu weit führen, auf diese Deutungen näher einzugehen. Nach den Ausführungen von Rutgers über den φ Gametophyten der Angiospermen (1923) und ebenso nach den Erklärungen Goebels in der zweiten Auflage seiner Organographie III, X. Kapitel, § 10, S. 1749 über das Fehlen von Keimungstypen der Angiospermen-Megasporen, welche sich denen der Gymnospermen-Megasporen annäherten, wird man eben doch von einer direkten Ableitung der Angiospermen von den jetzt lebenden Gymnospermen Abstand nehmen müssen.

Nach Treubs Entdeckung der Chalazogamie der *Casuarinaceae* und des Auftretens zahlreicher Megasporen im Nucellus dieser eigenartigen Dikotylen glaubte man bekanntlich ein wichtiges primitives Merkmal gewonnen zu haben, welches eine Scheidung der

*) Früher wurden, der Anschauung Hofmeisters folgend, sowohl die Eizelle wie auch die Synergiden als reduzierte Archegonien aufgefaßt. Es wurde aber auch in Erwägung gezogen, daß die Synergiden den Halszellen eines Archegoniums entsprechen und somit der ganze Befruchtungsapparat ein Archegonium vorstelle. Was für und wider diese Anschauungen spricht, findet man in P. Lotsy, Vorträge über Stammesgeschichte III (1911) 432—434.

**) O. Porsch, Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryos und der doppelten Befruchtung. Jena 1907.

Angiospermen in chalazogame und acrogame oder aporogame und porogame ermöglichte. Diese Auffassung fand auch Eingang in die erste Auflage von A. Englers Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medizin.-pharmazeutische Botanik (1892); aber schon in der zweiten Auflage des Syllabus (1898) werden die Casuarinaceen und andere Familien, bei denen namentlich von Nawaschin Chalazogamie entdeckt worden war, der Unterklasse der *Archichlamydeae*, welche *Apetalae* und *Choripetalae* umfaßte, eingereiht, wo sie auch schon 1889 in der ersten Auflage der »Natürlichen Pflanzenfamilien« ihren Platz gefunden hatten. Nawaschins und seiner Schüler Nachweise anderer Fälle von Aporogamie (1892—1913) bei Betulaceen, Fagaceen, Juglandaceen, Ulmaceen, Moraceen (Cannaboideen), also bei Familien mit einfacher hochblattartiger Blütenhülle hatten Nawaschin (Bot. Centralbl. LXIII [1895] 356) zu dem Schluß kommen lassen: »Die Chalazogamie stellt eines von den Übergangsstadien dar bei der Umwandlung des intercellularen Wachstums des Pollenschlauches im gymnospermen Fruchtknoten (gemeint ist Nucellus) zum freien Wachstum durch die Fruchtknotenhöhle der Angiospermen.« Schon im Jahre 1901 erschien (in Lunds Universitets Årsskrift XXXVI Afdel. 2 Nr. 9) Murbecks Abhandlung über das Verhalten des Pollenschlauches bei *Alchimilla arvensis*, welches gegen die Deutung der Aporogamie als eines stammesgeschichtlichen Übergangsstadiums des bei den Gymnospermen stattfindenden Befruchtungsmodus zu dem der Angiospermen sprechen mußte und auch von Murbeck so aufgefaßt wurde. Hingegen hat Wettstein 1907 auf der Versammlung deutscher Naturforsch. und Ärzte, 1908 in der ersten Aufl., 1911 in der zweiten Aufl. seines Handbuches der systematischen Botanik die Annahme einer Ableitung der monochlamydeen dikotylen Familien*), bei welchen Aporogamie (keineswegs ausschließlich) vorkommt, sodann aber auch der dichlamydeen Familien von ursprünglichen (nicht rezenten) Gymnospermen in folgender Weise zu begründen versucht. Wettstein sieht in den Monochlamydeen wegen der bei ihnen vorkommenden Chalazogamie (richtiger Aporogamie), wegen der Stellung der Staubb. über den Perianthb., wegen des Vorkommens von Leitbündeln im Integument der Samenanlage, auch wegen des häufigen Vorkommens von anemophilen Blüten ältere Angiospermen, welche Gestaltungen zeigen, die nach seiner Annahme bei der Umwandlung der Gymnospermenblüte in eine Angiospermenblüte erfolgt sind. Weiter sagt Wettstein in der Kultur der Gegenwart III. Teil, IV. Abteil., Band IV, S. 448: »Das einfache Perianthium ist aus einem Deckblattwirtel hervorgegangen; die Stellung der Staubb. über den Perianthb. entspricht der Stellung der ♂ Blüten, deren je eine zu einem Staubb. wurde; die Vierzahl der Pollensäcke entspricht der Annahme, daß je zwei Staubb. der abgeleiteten Gymnospermenblüte zusammen ein Staubb. bildeten. Der Blütenstandcharakter dieser ursprünglichen Angiospermenbl. macht es leicht verständlich, daß eine ganze ♀ Blüte, die ihrerseits auch nur aus Fruchtb. besteht, in die Mitte der ♂ Blüte verlegt werden konnte, womit das Stadium der Zwitterblüte (♀) erreicht war. Das doppelte Perianthium entstand dadurch, daß ein Teil der Staubb. seine mit der sexuellen Fortpflanzung zusammenhängenden Funktionen verlor und zu Anlockungsorganen für Insekten, d. i. zu Nektarien und weiterhin zu Blumenb. wurde.« Als weitere Stütze für seine Hypothese benutzt Wettstein das Vorkommen von zweigeschlechtigen Inflorescenzen der *Ephedra campylopoda*, bei welcher auch fliegende Insekten den an der Mikropyle ausgeschiedenen Nektar aufsaugen und zugleich auch Pollen als Nahrung mit sich nehmen. Es wird also die Angiospermenblüte als Blütenstand, als ein *Pseudanthium* aufgefaßt.

Daß das Perianthium der Monochlamydeen aus Brakteen hervorgegangen ist und das corollinische der Diplochlamydeen aus Staubb., ist nicht zu bestreiten; dagegen erscheint

*) Schon in meinem Führer durch den botanischen Garten zu Breslau (1886) und in meiner ersten Ausgabe des Syllabus (1892) hatte ich eine größere Anzahl der sogenannten Apetalen nach Ausscheidung der offenbar durch Reduktion apetal gewordenen Familien und Gattungen wegen ihrer auf niederer Stufe stehenden Blütenhülle oder wegen vollständigen Fehlens derselben, z. T. auch wegen Windblütigkeit an den Anfang der archichlamydeen Dikotyledonen gestellt. Als später bei einigen dieser Familien Chalazogamie und mehrzellige Archespore nachgewiesen wurden, sah ich um so mehr in diesen Familien primäre Typen. Aber von einer scharfen Abtrennung dieser Familien von den *Archichlamydeae* als eigene Unterklasse wurde ich durch weitere Nachweise von Chalazogamie und mehrzelliger Archespore an verschiedenen Stellen des Systems bewahrt. Nichtsdestoweniger möchte ich aus denselben Gründen wie Wettstein in ihnen ältere Typen der Angiospermen sehen, kann aber nicht dem von diesem Autor angenommenen Modus der Ableitung von Gymnospermen zustimmen.

die Ableitung von einem Blütenstand und die Auffassung des dithecischen Angiospermenstaubb. von zwei verwachsenen 2fächerigen Gymnospermen-Staubb. sehr erzwungen, zumal die Antheren der Angiospermen sich vermittels eines Endotheciums öffnen, die der Gymnospermen aber mit Ausnahme der Ginkgoaceen vermittels eines Exotheciums wie diejenigen aller Pteridophyten. Sodann ist zwischen den mit großer Eizelle versehenen Archegonien der Gymnospermen und dem ♀ Sexualapparat der Angiospermen eine zu große Kluft vorhanden, welche einer direkten Ableitung der Angiospermen von den Gymnospermen hinderlich ist. Endlich erscheint es auch bedenklich, von einer einfachen Angiospermenblüte mit einem Pistill die polykarpische ableiten zu müssen, wenn auch wie z. B. innerhalb der Gattung *Philodendron* (Subgen. *Meconostigma*) eine ursprünglich kleine Zahl der Carp. (von 3 auf 12) steigen kann.

Ein anderer Versuch, die Angiospermen von Gymnospermen und zwar von den sich den ersteren am meisten nähernden Gnetaceen abzuleiten, ist von Karsten in seiner Abhandlung zur Phylogenie der Angiospermen (in Zeitschrift für Botanik X [1918] 369 ff.) gemacht worden. Bei den Ranales *Calycanthus floridus* und *Chimonanthus praecox* findet sich ein sehr umfangreiches sporogenes Gewebe, so daß vom Nucellus oft nur eine einzige Wandschicht erhalten bleibt. Zu diesen Gattungen kommt Karsten auf folgendem Wege. Er zieht zum Vergleich die zuerst von Strasburger beobachteten androgynen Blütenstände von *Gnetum gnemon* heran, in denen auf ein Brakteenpaar, welches auch durch 2 normale Laubb. ersetzt werden kann, in spiraliger Anordnung zu $\frac{8}{21}$ Blütenreihen folgen, in denen unten ♂ Blüten mit unscheinbarem Perigon stehen, oben ♀ Blüten sich anschließen. Um aus dem ♂ Teil der Inflorescenz von *Gnetum gnemon* zu dithecischen Staubb. einer Angiospermenblüte zu kommen, läßt Karsten das unscheinbare Perigon der ♂ Blüten verschwinden und nimmt für die Antheren folgende Entwicklung an: »Am besten wird man die beiden gipfelständigen Antheren von *Gnetum gnemon**) und Verwandten als Theken auffassen, so daß das Staubb. eine dithecische Anthere, wie die Angiospermen bekäme. Es muß sodann in der gemeinsamen Vorfahrenreihe der Gnetaceen ein Stadium mit zweifächerigen Theken existiert haben, von dem die zweifächerigen *Ephedra*-Antheren theken abstammen, durch Reduktion ist bei *Gnetum* diese Zweifächerigkeit verlorengegangen. So kann es bei der hypothetischen Weiterentwicklung — entsprechend dem Verhalten des mittleren Integumentes bei sterilen und fertilen ♀ Blüten — auch wieder auftreten und wir kämen dann also zu dithecischen, vierfächerigen Antheren, wie die Angiospermen sie besitzen.«

Für die Umwandlung der ♀ Blüten des androgynen Blütenstandes in Carpelle ist zunächst zu berücksichtigen, daß diese steril sind und einen von nur 2 Hüllen eingeschlossenen Nucellus besitzen, während bei den fertilen ♀ Blüten 3 Hüllen vorhanden sind, von denen die äußerste als Perigon, die folgende als Fruchtb. aufgefaßt werden können, die innerste das einzige Integument ist. Karsten nimmt für die fertilen ♀ Blüten innerhalb der äußeren von den Autoren bald als Fruchtb., bald als Perigon gedeuteten Hülle einen Nucellus mit 2 Integumenten an, bei den sterilen Blüten äußere Hülle und 1 Integument, da die mittlere Hülle, welche er als äußeres Integument ansieht, nach der Anlage in der Entwicklung zurückbleibt. (Nach meiner Auffassung ist aber diese zurückbleibende Anlage Fruchtb.). Karsten braucht für seine Hypothesen 3 ausgebildete Hüllen, ein Fruchtb. und 2 Integumente, es muß also die äußere Hülle zum angiospermen Fruchtb. werden und das von Karsten geforderte äußere Integument sich an Stelle des in den sterilen Blüten zurückgebliebenen entwickeln.

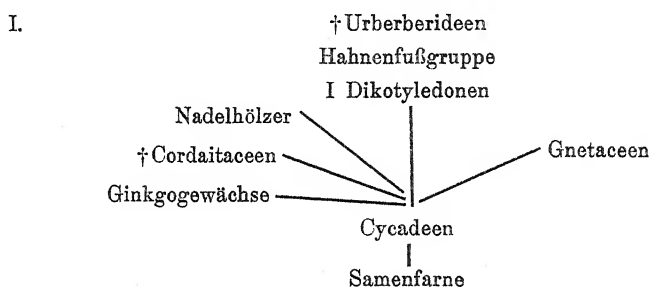
So kommt Karsten zu einer aktinomorphen von zwei Brakteen gestützten perianthlosen Blüte mit spiralig angeordneten Staubb. und zahlreichen apokarpen Fruchtb., wie sie die Blüten der *Eupomatiaceae* und noch mehr die der *Himantandraceae* besitzen, beides Familien der Ranales mit wenigen Arten, von denen erstere den Anonaceen, letztere den Magnoliaceen nahe stehen. Läßt man dann aus den äußeren Staubb. (Stam.) Perianthb. (Tep.) hervorgehen, so kommt man zu den Blüten von *Calycanthus*, welche mit ihrer becherförmigen Blütenachse an *Eupomatia* erinnern und in ihrem mit zahlreichen Makrosporen versehenen Nucellus noch ein weiteres primitives Merkmal besitzen.

*) Das Andrözeum trägt bei *Gnetum gnemon* und Verwandten 2 einfächerige Antheren, bei *G. Rumphianum* und Verwandten nur eine; daher eignet sich *G. gnemon* für die Konstruktion dieser Hypothese.

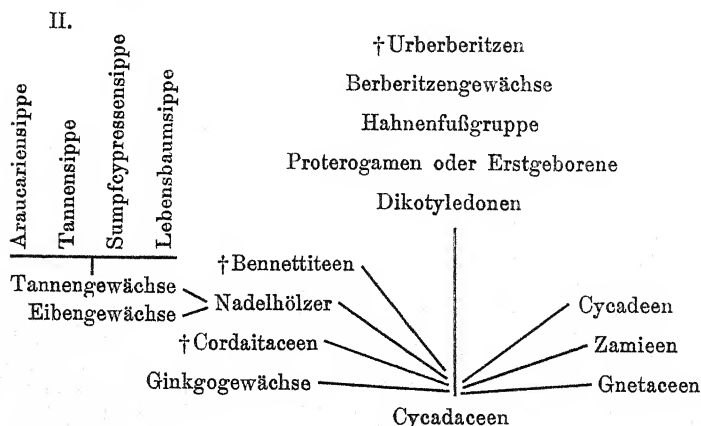
Abgesehen von den in dieser Hypothese angenommenen unwahrscheinlichen Reduktionen und Umwandlungen ist der Befruchtungsapparat der Angiospermen doch so eigenartig, daß weder bei *Ephedra* noch bei *Gnetum* ein Anschluß leicht gefunden werden kann.

Schon A. Pyr. De Candolle hatte 1818 in seinem *Regni vegetabilis systema naturale* eine ganze Anzahl Familien, welche jetzt als *Polycarpicae* oder *Ranales* bezeichnet werden, an die *Ranunculaceae* anschließend an den Anfang der Dikotyledonen gestellt, während er den *Monochlamydeae* ihren Platz am Ende der Dikotyledonen anwies, ohne dabei ausgesprochen phylogenetische Prinzipien zu verfolgen, lediglich von morphologischen Gesichtspunkten ausgehend. In neuerer Zeit (seit 1901) hat nun zuerst Hallier in zahlreichen Veröffentlichungen vom phylogenetischen Standpunkt aus mit aller Entschiedenheit ausgesprochen, daß die *Polycarpicae* und zwar unter diesen zunächst die *Magnoliaceae* direkt von den Gymnospermen abzuleiten seien. Er sagt in dem vorläufigen Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen (Bull. de l'Herb. Boissier 1903, S. 307): »Die Urblüte der Angiospermen ist die Magnoliaceen-Blüte, d. h. eine ♂, mit langer Achse, vielgliedrigem Perianth und extrorsen, dithecischen *Cycas*-Staubb. versehene polyandrische, polygynische, azyklische Cycadeen-Blüte mit vieleiigen, geschlossenen Fruchtb. Aus ihr leiten sich ab durch Reduktion, Differenzierung oder auch Verwachsung der vorhandenen Organe die Blüten sämtlicher Dikotylen und Monokotylen.«

In der Schrift: Der Stammbaum des Pflanzenreichs (Sonderabdruck aus Reinhardt, vom Nebelfleck zum Menschen, 2. Aufl., [1914]) finden wir folgendes Diagramm:



In der 3. Aufl. (1924) des genannten Werkes finden wir obige Stelle folgendermaßen verändert:



Zu diesen Diagrammen ist noch zu bemerken, daß Hallier vor 1914 die *Bennettitales* mehr berücksichtigt hat. So sagt er:

1. in Mitteil. aus den Botan. Staatsinstituten (3. Beiheft zum Jahrb. der Hamburgischen Wissenschaftl. Anstalten) XIX (1902), S. 105 in seiner Zusammenfassung: 18. Die Bennettitaceen sind ein ausgestorbenes Verbindungsglied zwischen Cycadaceen und Magnoliaceen (S. 95—97).
2. in Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XX (1902) S. 478: 18. Die Bennettitaceen sind ein ausgestorbenes Verbindungsglied zwischen Cycadaceen und Magnoliaceen.
3. in Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXIII (1905) S. 87: I. *Polycarpicae* (mit runden Ölzellen). — Ia. *Magnoliineae* (meist hypogyn): 1. *Magnoliaceae*. a) *Drimytomagnoliaceae* (hypothetische, die ursprünglicheren Eigenschaften von b, c und d verbindende Gruppe, abstammend von Bennettitaceen oder nahe diesen von Cycadaceen).

Die oben wiedergegebenen Teile der 1914 und 1924 erschienenen Stammbäume zeigen deutlich, daß Hallier später die Ableitung der *Polycarpicae* mit den Magnoliaceen über die Bennettitaceen hinweg aufgegeben hat.

Die Annahme Halliers, daß die *Polycarpicae* von Formen wie *Bennettites* abzuleiten und als die primitivsten Angiospermen anzusehen seien, haben besonders ausgearbeitet N. Arber und J. Parkin in der Abhandlung: »On the origin of Angiosperms« (Journ. of the Linn. Soc. Bot. XXXVIII [1907]). Sie bezeichnen die Blüte der Angiospermen als Anthostrobilus, die der mesozoischen Vorfahren als Proanthostrobilus. Bei diesem finden wir zum erstenmal im Gegensatz zu anderen Strobili der Pteridophyten die Megasporophylle oberhalb der Mikrosporophylle. Die tertiären und rezenten Angiospermen leiten sie von einer bis jetzt völlig hypothetischen mesozoischen Pflanzengruppe ab, die sie *Hemiangiospermae* nennen und welche von den *Bennettiteae* etwas abweicht. An Stelle der zyklisch angeordneten farnartigen doppeltgefederten Mikrosporophylle sind solche mit kurzen Filamenten und langen Antheren in spiraler Anordnung anzunehmen; an Stelle der Megasporophylle (Interseminalschuppen) von *Bennettites* werden von Arber und Parkin bei den Hemiangiospermen einfache offene Fruchtblätter mit Makrosporangien am Rande derselben gesetzt. Durch Verwachsung der Carpellränder und Entwicklung einer Einrichtung zum Auffangen des Pollens sollen die hypothetischen Hemiangiospermen zu Angiospermen geworden sein. Außerdem besaßen sie wie schon die *Bennettiteae* ein Perianth.

Ein Jahr nach dem Erscheinen der besprochenen Abhandlung von Arber und Parkin veröffentlichten dieselben Autoren eine zweite die Entwicklung der Angiospermen betreffende Studie: The Relationship of the Angiosperms to the Gnetales (Annals of Botany, Vol. XXII [1908] 489—515). Diese Abhandlung ist das Ergebnis vorbereitender Studien zu der im Jahr 1907 erschienenen Abhandlung. Es wird ausgegangen von der ♂ Blüte (Anthostrobilus) von *Welwitschia*, welche das Rudiment eines Megasporangiums besitzt. Die Blüte der Gnetales wird als ein Proanthostrobilus aufgefaßt, der in höherem Grade reduziert ist, als der der Hemiangiospermen. Arber und Parkin sind daher der Ansicht, daß von den Hemiangiospermen zwei Reihen ausgingen, die Ranales und die primitiven Gnetales, von deren Nachkommen die lebenden Gattungen allein übriggeblieben sind. Hierzu ist noch zu bemerken, daß v. Wettstein in der zweiten Auflage seines Handbuchs die als äußeres Integument bezeichnete Hülle des Megasporangiums von *Ephedra* und *Gnetum* und ebenso die äußere Hülle von *Welwitschia* als Fruchtbl. bezeichnet. Dieser Auffassung möchte ich gern zustimmen. (In der Beschreibung der *Gnetum*-Blüte von Band XIII ist diese Hülle als äußeres Integument bezeichnet).

Was die direkte Ableitung der Angiospermen von den *Bennettitales* oder *Cycadales* oder den *Gnetales* betrifft, so kann ich mich mit keiner der erwähnten Hypothesen ganz einverstanden erklären. Allen steht entgegen die Stellung und der anatomische Bau der Mikrosporangien der Angiospermen, welche, wie Goebel in der 3. Auflage seiner Organographie besonders hervorhebt, ein Endothecium besitzen, während allen Pteridophyten und Gymnospermen mit Ausnahme von *Ginkgo* ein Exothecium zukommt. Ferner ist die haploide Generation der Angiospermen mit keiner haploiden Generation der bekannten Gymnospermen in Einklang zu bringen. Die verschiedenen Modifikationen, welche wir nach den sehr zahlreichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen kennen gelernt haben, lassen sich leicht auf die $2 \times 2 \times 2$ Kernteilung zurückführen. Vgl. Rutgers, Reliquia Treubiana III. Embryosac and Embryo of *Moringa oleifera* Lam. in Annales du Jardin botan. de Buitenzorg XXXIII, 1^e partie (1923), S. 66, und Goebel, Or-

ganographie, 3. Aufl., 10. Kapitel, § 10, S. 1749—1754. Letzterer sagt hier: »Diese Hoffnungen (aus den Variationen der Keimungstypen der Makrosporen der Angiospermen in phylogenetischer Beziehung wichtige Aufschlüsse oder doch wenigstens für die engeren verwandtschaftlichen Beziehungen brauchbare Anhaltspunkte zu gewinnen) sind nicht verwirklicht worden. Es sind keine Keimungstypen gefunden worden, die wir als »primitive« betrachten und etwa denen der Gymnospermen annähern könnten, und auch für die Erkennung verwandtschaftlicher Beziehungen sind sie bis jetzt nicht erheblich gewesen.« In § 9, S. 1747 heißt es ferner: »So wenig wir nach dem früher Ausgeführten die Angiospermen mit den lebenden Gymnospermen in unmittelbare verwandtschaftliche Beziehungen bringen können, so sehr berechtigt ist doch die Frage, ob bei beiden übereinstimmende Gesetzmäßigkeiten wahrnehmbar sind oder nicht.«

Es ist noch darauf hinzuweisen, daß Arber und Parkin die *Polycarpicae* nicht direkt von den *Bennettiteae* ableiten; vielmehr nehmen sie, wie schon oben gesagt, eine bis jetzt völlig hypothetische Pflanzengruppe an, die *Hemiangiospermae*, welche von den *Bennettiteae* etwas abweicht. Dem können wir gern zustimmen, daß es sich bei den *Hemiangiospermae* um Analogien von Gestaltungsvorgängen handelt, welche wir bei den *Benettitaceae* antreffen. Aber diese ursprünglich zwittrblütigen Hemiangiospermen müssen, wenn die Angiospermen von ihnen abstammen sollen, die Antheren der Angiospermen, ein Endothecium und den typisch skernigen Embryosack besessen haben. Ferner müssen sie zahlreiche Staubblätter und mehrere oberständige Carp. besessen haben; auch ein Perianthium, aus hochblattartigen Phyllomen bestehend, dürfte bei einem Teil derselben vorhanden gewesen sein, wie wir ja auch jetzt neben der Hauptmasse der perianthiumlosen Coniferen einige mit Perianthium (*Taxus*, *Torreya*) finden.

Da nun die Arber-Parkinschen *Hemiangiospermae* nicht allen Anforderungen entsprechen, welche für die Vorläufer der heutigen Angiospermen angenommen werden müssen, sehe ich mich genötigt, eine andere hypothetische Abteilung anzunehmen, welche ich als *Protangiospermae* bezeichne und die die Möglichkeit bietet, daß von ihr auch die perianthlosen oder mit einfachem Perianth versehenen Angiospermen ebensogut wie die *Ranales* abgeleitet werden können, und dabei noch die Wahrscheinlichkeit zuläßt, daß die ersten vielleicht älteren Ursprungs sind als die *Ranales*.

Zur Erleichterung der Übersicht über alle Merkmale der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen, welche für die phylogenetischen Hypothesen zur Herkunft der Angiospermen in Betracht kommen, habe ich die S. 140—145 beigegebene tabellarische Zusammenstellung entworfen. Dieselbe läßt auch namentlich erkennen, daß die einzelnen Abteilungen oder Stämme der höheren Pflanzen, zum mindesten die große Mehrzahl ihrer jetzt lebenden Vertreter, sich nebeneinander und nicht auseinander entwickelt haben. Es ist ja auch sehr leicht einzusehen, daß eine Umgestaltung, welche bei einem Individuum eines nach Millionen zählenden Organismus auftritt, auch bei mehreren ebenso oder mit kleinen Abweichungen auftreten kann.

In wie hohem Grade durch Reduktion die Zahl der Staubblätter oder der Carpelle vermindert werden kann, sehen wir namentlich bei vielen Familien der Angiospermen mit diklinisch gewordenen Blüten, z. B. bei Rosaceen (Gynäzeum und Andrözeum), Salicaceen (Andrözeum), Euphorbiaceen (Andrözeum), Araceen (Gynäzeum und Andrözeum), *Gramineae* (Andrözeum). So ist es auch wahrscheinlich, und das ist das Neue meiner Auffassung, daß die im Eichler-Englerschen System am Anfang der dikotyledonen Angiospermen stehenden, meist gattungsarmen und ziemlich isolierten Reihen, wie die *Verticillatae* (*Casuarinaceae*), die *Piperales* (die den *Protangiospermae* näherstehenden *Saururaceae* und *Piperaceae*), die *Salicales* (*Populus* und *Salix*), die *Myricales*, die *Juglandales*, die *Fagales* (namentlich die *Betulaceae*) u. a. zwittrblütige polyandrische und polycarpische oder pleiocarpische Ahnen gehabt haben. Alle diese Familien besitzen, wie ja auch Wettstein ausgeführt hat, Merkmale, welche auf ein hohes Alter*) hinweisen, so die *Piperales* wechselnde Zahl der Staubblätter (10—1), keine Blütenhülle, Endosperm und Perisperm; bei den älteren *Saururaceae* kommen noch hinzu Zwitterblüten und apocarpes Gynäzeum. Auf hohes Alter deuten ferner hin bei den *Casuarinaceae* die hochblattartige Blütenhülle, das vielzellige Archespor und die Windblütigkeit, bei

*) Zu diesen Merkmalen rechne ich nicht die häufig vorkommende Apogamie.

den *Salicales* Zwitterblütigkeit einzelner (himalaiensischer) *Populus*, hochblattartiges Perigon von *Populus*, Polyandrie bei dieser Gattung und Pleiandrie bis Diandrie bei *Salix*; bei den *Myricales* Diklinie, Achlamydie, Pleiandrie bis Oligandrie und Anemophilie; bei den *Leitneriales* Diözie, Achlamydie der ♂ Blüten, hochblattartige Blütenhülle der ♀, Pleiandrie bis Oligandrie und Anemophilie; bei den *Juglandales* Achlamydie oder Haplochlamydie, Diklinie, Pleiandrie bis Oligandrie (40—3 Staubblätter); bei den *Fagales* bracteoides Homiochlamydie oder Haplochlamydie, Pleiandrie bis Oligandrie, mehrzelliges Archespor, Anemophilie. Auch bei den *Aristolochiales* ist noch *Rafflesia* durch starke Polyandrie und ein wahrscheinlich aus Polycarpie hervorgegangenes Gynäzeum ausgezeichnet. Bei allen diesen Familien sprechen entweder fossile Funde (*Salicaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae* schon in der Kreidezeit reich entwickelt) oder die geographische Verbreitung für ein hohes Alter, durch welches ja auch die weitgehende Reduktion und bei mehreren Familien (*Rafflesiaceae* und *Santalales*) der eingetretene Parasitismus erklärt werden kann.

Gegen diese Ausführungen könnte man einwenden, daß wir doch im allgemeinen mit Recht gewohnt sind, in Verwandtschaftskreisen mit stark wechselnder Anzahl von Staubblättern und Carp. die Formen mit geringerer fixierter Zahl dieser Organe als jüngere den älteren mit größerer und unbestimmter Zahl derselben Organe gegenüberzustellen, wie z. B. bei den Guttiferen, den Rosaceen, den Papaveraceen und anderen. Das ist unbedingt richtig; aber immer nur für Gattungen eines engeren Verwandtschaftskreises und eines engeren Florenbezirkes, wie z. B. bei den *Guttiferae-Clusiaceae*; bei der Gattung *Salix*, bei den *Rosaceae-Potentillinae* und *Dryadinae* usw.; aber schon innerhalb einer Familie oder Gattung kann eine asiatische oligandre Art älter sein als eine amerikanische polyandre, welche auf dem ursprünglichen Zustand stehengeblieben ist. Wenn wir annehmen, daß die Protangiospermen eine größere Anzahl von Staubblättern oder Carp. besaßen, so haben die Gattungen, welche jetzt eine geringe Anzahl von Staubblättern oder Carp. aufweisen, mehr Stufen der Reduktion durchmachen müssen als diejenigen, welche noch die Merkmale der Pleiandrie und Pleiocarpie besitzen; es ist wahrscheinlich, daß sie eher entstanden, älter sind als die (jetzt noch) pleiandrischen und polykarpischen. Das letztere werden wir um so mehr annehmen, je mehr sie von den Eigenschaften besitzen, welche Wettstein als Merkmale älterer Typen anführt. Hingegen werden pleiandrische und pleiokarpe Sippen als jüngeren Alters zu gelten haben, je weniger ein höheres Alter anzeigende Merkmale sie aufzuweisen haben.

Auch bei mehreren monokotyledonen Familien finden wir noch starke Polyandrie und Polykarpie, oder eines von beiden, so vor allem bei den *Pandanaceae*, bei den *Alismataceae* (insbesondere *Sagittaria*, *Echinodorus*, *Lophiocarpus*, *Caldesia*, *Limnophyton*), *Hydrocharitaceae* (*Ottelia*, *Boottia*, *Hydrocharis*, *Stratiotes*, *Blyxa*), bei den *Gramineae-Bambuseae* (*Ochlandra* mit 120—6 Staubblättern und 6—3 Narben, andere Gattungen dieser wohl (der Ansicht von Hayeks entsprechend) unbedenklich als eine der ältesten oder als älteste anzusehenden Tribus oder Unterfamilie auch mit 6 bis vielen Staubblättern), bei den *Gramineae-Oryzeae* (*Luziola* mit 18—6 Staubblättern, *Oryza*, *Leptaspis* und *Strep-tochaete* mit 6 Staubblättern, die beiden letzteren mit 3 Narben); die von Hackel zu den *Hordeae* gestellte Gattung *Pariana* in den ♂ Blüten mit 10—40 fruchtbaren Staubblättern, in den ♀ mit 6 Staminodien. Es wird zwar von Schuster (Über die Morphologie der Grasblüte in Flora C [1909], 247, Fig. 29, 30) aus dem Vorkommen von 9 Leitbündeln im unteren Teil der von vielen Staubblättern gebildeten Röhre der Gattung *Ochlandra* geschlossen, daß hier eine Spaltung von 6 Staubblattanlagen stattgefunden habe, doch scheint mir die Annahme von Spaltungen bei Phyllomen der Gramineen recht gewagt; auch geht die Zahl von 9 Leitbündeln schon über die Zahl von 6 Staubblättern hinaus. Bemerken möchte ich noch, daß ich die Entwicklung zahlreicher Staubblätter durch Spaltung von Staubblattanlagen in einigen anderen Fällen für erwiesen halte, so namentlich bei den Papaveraceen und anderen Rhoeadales, bei denen im Gegensatz zu den Gramineen auch die Laubblätter eine starke Neigung zur Spaltung zeigen. Unter den *Cyperaceae*, die durch ihre Mikrosporen so stark von den Gramineen abweichen, fällt die australische Gattung *Evandra* mit 20 bis 16 Staubblättern und 8 Narben auf. Auch bei den *Palmae*, deren Blüten zur Ausbildung von Blütenhüllen (meist 3 + 3 Hochblätter) gelangt sind, finden wir häufig Polyandrie. Bei *Phytelephas* sind die ♂ Blüten haplochlamydeisch mit zahlreichen Abschnitten, die ♀ Blüten heterochlamydeisch mit 3 Kelchblättern und 5—10 Blumenblättern;

ferner finden wir 90—30 Staubblätter in den ♂ Blüten, ∞ Staubblätter oder Staminodien und ein aus 4—9 Carp. gebildetes Gynäzeum in den ♀ oder ♀ Blüten. In allen anderen Gruppen der Palmen mit Ausnahme der *Coryphinae* gibt es einzelne Gattungen mit mehr als den typischen 6 Staubblättern, so *Orbignya* mit 24—12, *Attalea* mit ∞—6, *Jubaea* 15—12, *Actinorhynchus* 30—34, *Ptychococcus* mit 200—110, *Ptychosperma* 20—30, *Drymophloeos* und *Kentia* mit ∞, *Phoenicophorium* mit 20—15, *Nephrosperma* mit 50—40, *Howea* mit 40—30, *Sclerosperma* mit ∞, *Caryota* mit ∞—9, *Eugeissona* mit ∞, *Raphia* mit ∞—6, *Latania* mit 30—15. In allen Gruppen finden sich auch Gattungen mit 12 oder mit 9 Staubblättern und nur wenig Gattungen mit 3; Carp. sind meist nur 3, bei den *Coccolinae* bis zu 6 vorhanden, so daß schließlich eine große Anzahl Palmengattungen übrigbleibt, welche dasselbe 3gliedrige pentazyklische Diagramm besitzen, das bei den *Liliiflorae* und *Farinosae* typisch geworden ist und welches ebenso wie dasjenige einer pentazyklischen oder tetrazyklischen Dikotyledone als Diagramm eines Euanthostrobilus bezeichnet werden kann. Das Diagramm der 3gliedrigen pentazyklischen Blüte, welches jetzt bei der Mehrzahl der Palmen vorherrscht, finden wir auch bei den *Liliiflorae* und *Farinosae*, sowie bei den *Spathiflorae*, jedoch mit anderer Stellung und Beschaffenheit der Samenanlagen. Während aber bei den *Liliiflorae* das Diagramm nur ganz selten eine schwache Reduktion aufweist, fallen bei den *Farinosae* häufiger einzelne Glieder oder ganze Kreise aus, und bei den *Spathiflorae* mit den *Araceae* (und *Lemnaceae*), deren Vorfahren denen der *Liliiflorae* sehr nahe gestanden haben können, hat neben der mannigfachen Gestaltung des Hüllblattes der Inflorescenz der Prozeß der Reduktion in staunenerregender Weise Mannigfaltigkeit erzeugt. Hingegen hat bei den ebenfalls von den Liliifloren meist abgeleiteten *Scitamineae* und *Microspermae* (mit den *Orchidaceae*) neben der Reduktion auch die Zygomorphie Modifikationen des bei den *Liliiflorae* herrschend gewordenen Diagramme hervorgebracht. Aber es ist nicht ausgeschlossen, daß die jetzt noch existierenden Vertreter dieser Reihen von anderen polyandrischen und polykarpischen Vorfahren abstammen, als von denen der *Liliiflorae* und *Farinosae*. Die in der Nähe der Palmen stehende, aber durch zahlreiche an parietalen Placenten stehende Samenanlagen und sehr eigenartige Geschlechterverteilung in den Blütenständen ausgezeichnete Reihe der *Synanthae* stammt ebenfalls unzweifelhaft von polyandrischen Vorfahren ab. Die Gruppe der *Carludovicaceae* besitzt 3 Blüten mit einer aus zahlreichen vereinigten Blättern gebildeten Blütenhülle und einer großen Zahl von Staubb., während bei *Cyclanthus* eine Fixierung der Staubb. auf die Zahl 6 eingetreten ist. Diese Bemerkungen über die Ableitung der Blüten der Monokotyledonen von polyandrischen und polykarpischen (oder mit nackten ♀ Strobilis versehenen) Vorfahren sind der von mir bereits im Jahre 1892 in den Abhandl. der Preuß. Akademie der Wiss. veröffentlichten Arbeit »Die systematische Anordnung der monokotyledoneen Angiospermen« entnommen.

Wenn wir bis jetzt keine Protangiospermen aus der mesozoischen Zeit kennen, so ist damit keineswegs bewiesen, daß sie nicht existiert haben, zumal Blüten, die Teile, auf deren Beschaffenheit die Bestimmung beruht, ebenso wie die der Angiospermen selbst für die Erhaltung wenig geeignet gewesen sein können. Die Samen und das Holz können von denen der Angiospermen nur wenig verschieden gewesen sein. Auch kann ein großer Teil der Protangiospermen krautig gewesen sein, wenn auch diejenigen Protangiospermen, von denen die jetzt noch monochlamydeen oder haplochlamydeen Dikotyledonen abstammen könnten, Holzgewächse gewesen sein mögen.

Jedenfalls ist nicht ausgeschlossen, daß die sogenannten Apetalen, von denen viele nur reduzierte und eingeschlechtliche Blüten besitzen, ebenso wie die Magnoliaceen von Vorfahren mit strobilusartigen Zwitterblüten abstammen. Diese Ahnen der echten Apetalen (von denen die Apopetalen scharf zu unterscheiden sind), besaßen nur eine einfache hochblattartige Blütenhülle (bisweilen auch keine), die ursprünglich größere Zahl von Staubblättern und Carp. wurde allmählich reduziert, auch traten bei einigen Verwachsungen der Carp. ein, wie das ja auch bei den *Ranales* der Fall gewesen ist. Familien, wie die *Pandanaeae* kommen den hypothetischen Protangiospermen sehr nahe. Als ältere Typen gehören sie an den Anfang der siphonogamen Embryophyten, auf welche die mit corollinischen und zweierlei Blütenhüllen versehenen Familien zu folgen haben, nicht als direkte Nachkommen dieser Apetalen, sondern anderer, welche neben diesen existiert hatten.

Recht befriedigend für unser Suchen nach dem Ursprung der Angiospermen ist diese Betrachtung nicht ausgefallen. An einer Entwicklung der heutigen Pflanzenwelt aus der

vergangener Zeiten kann man nicht zweifeln; vor allem wird dies durch die geographische Verbreitung vieler Gattungen bewiesen, deren engere Verwandtschaftskreise auf natürliche Florenggebiete beschränkt sind. Auch fehlt es nicht an Beispielen von großen Verwandtschaftskreisen, bei denen ein Merkmal so außerordentlich konstant auftritt, daß man an einer Art von »Blut«verwandtschaft nicht zweifeln kann und leicht zu der Annahme kommt, daß alle Typen eines solchen Verwandtschaftskreises von einer Urform und deren Nachkommen entstanden sind. Man denke z. B. an die durch eine orthotrope Samenanlage charakterisierten Polygonaceen oder an die Cyperaceen, bei denen, wie es scheint, konstant von einer Mikrosporentetrade drei Mikrosporenanlagen steril werden und nur eine sich zu einer keimfähigen Mikrospore entwickelt. Während man also an einer Entwicklung der gestrigen Pflanzenwelt durch Descendenz nicht zweifeln kann, muß man sich über die Frage, von welchem Stamm die Angiospermen abzuleiten sind, mit Hypothesen begnügen. Wenn wir die Gymnospermen als Endglieder der Archegoniaten ansehen und nach jetzt lebenden Gymnospermen keine Angiospermen konstruieren können, sind wir genötigt, zu den *Bennettitales* und *Cycadofilices* herabzusteigen, um einen Anschluß zu suchen. An den *Bennettitales* locken die Zwitterblüten zur Annahme näherer verwandtschaftlicher Beziehungen zu den Angiospermen; aber wir wissen nichts über den Befruchtungsapparat der Megaspore, und das Gynäzeum mit seinen die langen stielartigen Fruchtblätter umgebenden schuppenartigen Blattgebilden ist schwer mit einem Gynäzeum der Angiospermen in Einklang zu bringen. Zudem sind auch die Mikrosporophylle der *Bennettitales* von denen der Angiospermen sehr verschieden. Auch bei den Pteridophyten kann man für Angiospermen oder Protangiospermen keinen rechten unmittelbaren Anschluß finden, nur das können wir annehmen, daß die Ahnen der letzteren möglicherweise den eusporangiaten *Filicales*, von denen *Ophioglossales* auch Fasciculurcambium aufweisen, nahe gestanden haben. Es ist leider wenig Aussicht vorhanden, daß Fossilien gefunden werden, deren Haploidgenerationen so erhalten sind, daß wir deren Träger mit Sicherheit als Protangiospermen ansprechen können.

Übersicht über die Merkmale der Psilophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen, welche für die phylogenetischen Hypothesen zur Herkunft der Angiospermen in Betracht kommen.

P s i l o p h y t a *)	P t e r i d o p h y t a	
	Filicales eusporangiatæ**)	Articulatæ
1. Sporophylle fehlend. Sporangien an besonderen Sprößchen terminal.	1. Sporophylle meist nicht Blüten bildend, während solche bei einigen Leptosporangiaten (<i>Struthiopteris</i> , <i>Blechnum</i>) vorkommen.	1. <i>Sphenophyllales</i> , <i>Cheirostroboles</i> , <i>Pseudoborniales</i> , <i>Equisetales</i> , Sporophylle Blüten bildend, äußerlich isospor, bei Calamariaceen heterospor.
2. —	2. —	2. Blüten ohne Perianth.
3. Sporophyt krautig, mit mehrfach verzweigtem Stämmchen mit zentralem Leitbündel, blattlos oder mit kleinen spitzlichen unregelmäßig verteilten Blättern ohne Leitbündel.	3. Sporophyt in Eusporangien Isosporen erzeugend bei <i>Marattiales</i> und <i>Ophioglossales</i> .	3. Sporophyt in Eusporangien zweierlei gleich erscheinende Sporen erzeugend, aus denen ♂ oder ♀ Gametophyten (oder Prothallien) hervorgehen.
4. Im unteren, mittleren und Ober-Devon.	4. <i>Marattiales</i> seit dem Karbon existierend.	4. <i>Equisetales</i> seit dem Karbon existierend; <i>Calamariales</i> und <i>Sphenophyllales</i> nur bis in das Rotliegende.
5. Isosporangien zylindrisch, ziemlich groß ohne Öffnungsspalt.	5. Isosporangien an der Unterseite der Tropophylle oder der sporophyllen Abschnitte derselben.	5. Isosporangien oder Heterosporangien an der Unterseite kleiner Sporophylle, erstere bei <i>Equisetales</i> , letztere bei <i>Calamariales</i> .
6. —	6. Sporangien sich vermöge aktiver Zellen eines Exotheciums öffnend. Sporen keimen nach Abfall vom Sporophyten.	6. Sporangien sich vermöge aktiver Zellen eines Exotheciums öffnend. Sporen keimen nach Abfall vom Sporophyt.
7. Gametophyt nicht bekannt.	7. Gametophyt oder Prothallium aus der Spore herauswachsend, langlebig zwittrig, bei der <i>Ophioglossaceae</i> <i>Helminthostachys</i> auch eingeschlechtlich. Die in den Antheridien erzeugten polyzilierten Spermatozoiden durch Wasser auf die Archegonien übertragen. — Asiphonogamie.	7. Gametophyten eingeschlechtlich, aus den Sporen herauswachsend. ♂ Prothallien bei <i>Equisetac.</i> nur wenig kleiner als die ♀, in den eingesenkten Antheridien polyzilierte Spermatozoiden bildend. — Asiphonogamie.
8. —	8. —	8. —
9. —	9. —	9. —
10. —	10. Das ziemlich dicke, zwittrige Prothallium trägt eingesenkte Antheridien mit polyzilierten Spermatozoiden und mehrere Archegonien mit großer Eizelle und mit Kanalzellen.	10. Das ♀ Prothallium trägt einige Archegonien mit großer Eizelle und mit Kanalzellen.
11. —	11. Embryo nur bei <i>Botrychium obliquum</i> mit einem Suspensor, bei <i>Marattiales</i> und <i>Ophioglossales</i> mit einem Kotyledon.	11. Embryo ohne Suspensor.
12. Hadrom mit Treppentracheiden.	12. Bei den <i>Ophioglossaceae</i> kommt auch Faszikularkambium vor. Hadrom mit Spiral- und Leiter- (Treppen-)tracheiden.	12. <i>Sphenophyllales</i> und <i>Calamariales</i> mit sekundärem Dickenwachstum. Hadrom bei den <i>Sphenophyllac.</i> mit netzförmig getüpfelten Tracheiden, im sekundären Hadrom mit Hoftüpfeltracheiden, bei den <i>Equisetac.</i> mit Spiral- und Ringtracheiden, bei den <i>Calamariac.</i> mit Leiter- (Treppen-)tracheiden und mit mehrreihigen Hoftüpfeln versehenen Tracheiden.

*) Diese Unterabteilung ist nur wegen des Vergleichs mit den *Pteridophyta* hier angeführt.

**) Die *Filicales leptosporangiatæ* kommen für die Ableitung der *Angiospermae* trotz der geschlechtlichen Differenzierung der Gametangien bei Marsileaceen und Salviniaceen nicht in Betracht.

Pteridophyta		
Lycopodiales	Psilotales	Isoetales
<p>1. Sporophylle isospor Blüten bildend bei <i>Lycopodiales eligulatae</i>; Sporophylle heterospor bei <i>Lycopodiales ligulatae</i> (<i>Selaginellac.</i>, <i>Lepidodendrac.</i>, <i>Sigillariac.</i>).</p> <p>2. Blüten ohne Perianth.</p> <p>3. Sporophyt in derselben Blüte Mikrosporangien und Megasporangien erzeugend, also Blüten zwittrig, bei <i>Selaginellac.</i>, <i>Lepidodendrac.</i>, <i>Sigillariac.</i> Bei den <i>Selaginellac.</i> die Megasporephylle entweder am Grund oder bei dorsiventraler Ausbildung auf der Unterseite der Blütenachse ausgebildet, nie am oberen Ende derselben, also nie entsprechend der Stellung der Karpelle in den Zwitterblüten der Angiospermen.</p> <p>4. Seit dem Karbon existierend; <i>Lepidodendrac.</i> und <i>Sigillariac.</i> nur bis ins Rotliegende.</p> <p>5. Isosporangien oder Heterosporangien am Grunde der Oberseite oder in den Achseln der Sporophylle.</p> <p>6. Sporangien sich vermöge aktiver Zellen eines Exotheziums öffnend. Sporen keimen nach Abfall vom Sporophyt, jedoch verbleiben sie bei einzelnen <i>Selaginella</i> bis zur Embryobildung auf dem Sporophyt.</p> <p>7. Gametophyt bei <i>Lycopodiace.</i> aus der Spore herauswachsend, zwittrig, eingeschlechtlich bei <i>Selaginellac.</i>; ♂ Prothallium sehr reduziert, wie das ♀ in der Spore eingeschlossen bleibend, nur die biziliaten Spermatozoiden entlassend, welche zu dem aus der Makrospore nur mit seinem Archegonien tragenden Scheitel heraustretenden ♀ Prothallium vordringen. — Asiphonogamie.</p> <p>8. Megasporephylle unterhalb der Mikrosporephylle oder auf einer Seite der Blütenachse.</p> <p>9. —</p> <p>10. Das zwittrige knollige Prothallium der <i>Lycopodiace.</i> mit vielen eingesenkten Antheridien mit biziliaten Spermatozoiden und mehreren Archegonien mit großer Eizelle und Kanalzellen. Prothallium der <i>Selaginellac.</i> mit wenig Archegonien am Scheitel, diese mit großer Eizelle und Kanalzellen.</p> <p>11. Embryo an einem Embryoträger, mit 2 Keimblättern bei <i>Lycopodiace.</i> und <i>Selaginellac.</i></p> <p>12. Sekundäres Dickenwachstum bei <i>Lepidodendrac.</i> und <i>Sigillariace.</i> Hadrom bei den <i>Lycopodiace.</i> mit Spiral- und Leiter- (Treppen-)tracheiden.</p>	<p>1. Sporophylle zweispaltig isospor, nicht Blüten bildend.</p> <p>2. —</p> <p>3. Sporophyt mit locker stehenden Blättern, von denen die oberen zweispaltigen Sporangien tragen.</p> <p>4. —</p> <p>5. Isosporangien 2 fächerig bei <i>Tmesipteris</i>, 3 fächerig bei <i>Psilotum</i>, Fächer durch Längsspalten sich öffnend.</p> <p>6. Sporangien sich vermöge eines Exotheziums öffnend</p> <p>7. Gametophyt zwittrig, Spermatozoiden polyziliat.</p> <p>8. —</p> <p>9. —</p> <p>10. Prothallien klein, zylindrisch, unterirdisch, saprophytisch, mit endotrophischer Mycorrhiza.</p> <p>11. —</p> <p>12. Hadrom mit Treppentracheiden.</p>	<p>1. Mikro- und Megasporephylle.</p> <p>2. Blütenformation undeutlich abgegrenzt.</p> <p>3. Sporophyt unterhalb der Mikrosporephylle Megasporephylle tragend. Beiderlei Sporangien gefächert. — Zugehörigkeit fossiler Reste aus der Kreide zu dieser Reihe wahrscheinlich.</p> <p>4. Wahrscheinlich seit der Kreidezeit auftretend.</p> <p>5. Sporangien am Grunde der Blattoberseite in einer Grube entwickelt.</p> <p>6. Sporen durch Verwesung der Blätter frei werdend.</p> <p>7. ♂ Gametophyt oder ♂ Prothallium sehr reduziert, wenigzellig, wie das ♀ Prothallium eingeschlossen bleibend; nur die polyziliaten Spermatozoiden heraustretend, welche zu dem mit einigen am Scheitel befindlichen Archegonien versehenen ♀ Prothallium vordringen. — Asiphonogamie.</p> <p>8. Megasporephylle unterhalb der Mikrosporephylle, über letzteren unmittelbar anschließend Tropophylle.</p> <p>9. —</p> <p>10. ♀ Prothallium knollig, mit einem eingesenkten Archegonium am Scheitel, dieses mit großer Eizelle und mit Kanalzellen.</p> <p>11. Embryo mit einem Keimblatt, ohne Suspensor.</p> <p>12. Sekundäres Dickenwachstum. Hadrom mit Spiral- und Netztracheiden.</p>

Gymnospermae		
Cycadofilicales (Pteridospermac.)	Cycadales	Bennettitales
1. Sporophylle keine Blüten bildend.	1. Mikro- und Megasporophylle eingeschlechtliche Blüten bildend.	1. Mikro- und Megasporophylle, Zwitterblüten oder eingeschlechtliche Blüten bildend.
2. —	2. Blüten ohne Perianth.	2. Blüten mit mehrblättrigem Perianth oder ohne solches.
3. Sporophyt diözisch, mit Mikrosporophyllen oder mit Megasporophyllen.	3. Blüten eingeschlechtlich, diözisch.	3. Blüten zwittrig mit am oberen Ende stehenden Megasporophyllen oder eingeschlechtlich.
4. Vom Karbon bis in das Rotliegende.	4. Seit dem Rotliegenden bis in die Gegenwart. reichste Entwicklung im Jura.	4. Von der Trias bis in die untere Kreide.
5. Mikrosporangien (<i>Crossothea</i>) an der Unterseite der reichgegliederten Sporophylle zahlreich; Zugehörigkeit zu dieser Klasse nicht ganz sicher.	5. Mikrosporangien an der Unterseite der einfachen ungegliederten Sporophylle, sehr zahlreich.	5. Mikrosporangien Syngangien bildend, an zahlreichen, großen, doppelt gefiederten oder einfachen, freien einen Quirl bildenden oder zum Teil verwachsenen Sporophyllen.
6. Mikrosporangien wahrscheinlich sich vermöge aktiver Zellen eines Exotheziums öffnend.	6. Mikrosporangien sich vermöge aktiver Zellen eines Exotheziums öffnend.	6. Mikrosporangien sich vermöge aktiver Zellen eines Exotheziums öffnend (?). Mikrosporen mit Längsfalten, wie bei <i>Cycadales</i> .
7. ♂ Gametophyt unvollkommen bekannt.	7. ♂ Gametophyt, das ♂ Prothallium stark reduziert, in der Mikrospore eingeschlossen, durch Wind, seltener durch Käfer auf das Megasporangium in dessen Pollenkammer übertragen, in dieser den durch ein Haustorium sich befestigenden Pollenschlauch entwickelnd. 2 Spermatozoiden (bis 20 bei <i>Microcyas</i>). Die 2 Spermatozoiden werden aus dem Pollenschlauch in die Archegoniumkammer (den aufgelösten Nucellusscheitel) entlassen und eines gelangt zwischen den Halszellen hindurch in die Eizelle zur Vereinigung mit deren Kern. — Siphonogamie.	7. ♂ Gametophyt, das ♂ Prothallium stark reduziert, mit 2–5 (?) Zellen, durch Wind auf die über das Perikarp hinwegragende Mikrospyle der (orthotropen) Samenanlage übertragen. — Siphonogamie wahrscheinlich.
8. Megasporangium am Rande des Sporophyllteiles.	8. Megasporen am Rande der Sporophylle.	8. Megasporangium am Ende von langen, stielartigen Fruchtblättern, welche von sterilen, nach oben verdickten Blattgebilden umgeben sind.
9. Megasporangium mit einem Integument und Pollenkammer.	9. Megasporangium mit einem Integument und Pollenkammer.	9. Megasporangium mit einem Integument.
10. Megaspore das ♀ Prothallium einschließend, bei der Keimung im Megasporangium verbleibend.	10. Das Megasporangium schließt die Megaspore und das ♀ Prothallium mit seinen Archegonien ein und verbleibt auf den Sporophyten bis zur vollständigen Samenreife; nur bei <i>Ceratozamia</i> fällt er vor der Samenreife ab und wird erst am Boden keimfähig. An der Oberfläche des ♀ Prothalliums entstehen mehrere Archegonien mit großer Eizelle, Bauchkanalkern und Halszellen.	10. Megaspore schließt das ♀ Prothallium ein. Befruchtungsapparat nicht bekannt.
11. Embryo nicht bekannt.	11. Embryo mit 2 häufig verwachsenden Kotyledonen, an langen Suspensor, in reichlichem Endosperm.	11. Embryo dikotyl, nicht von Endosperm umgeben.
12. Protohadrom mit Spiral- und Leiter-Tracheiden, sekundäres Hadrom mit araucarioid-getüpfelten Tracheiden.	12. Sekundäres Hadrom mit Tracheiden, die mit quergezogenen Hoftüpfeln versehen oder treppenförmig-netzfaserig verdickt sind.	12. Sekundäres Hadrom mit leiterförmig verdickten Tracheiden.

Gymnospermae		
Ginkgoales	Cordaitales	Coniferae
<p>1. Mikro- und Megasporophylle eingeschlechtliche Blüten bildend.</p> <p>2. Blüten ohne Perianth.</p> <p>3. Blüten eingeschlechtlich, diözisch.</p> <p>4. Seit dem Rotliegenden bis in die Gegenwart. Stärkste Entwicklung im Jura und der Kreide.</p> <p>5. Mikrosporangien an der Unterseite der Sporophylle, einige bis 2.</p> <p>6. Mikrosporangien sich vermöge aktiver Zellen eines Endotheciums öffnend.</p> <p>7. ♂ Gametophyt, das ♂ Prothallium stark reduziert, auf dem Megasporangium den Pollenschlauch entwickelnd, dessen unterer Teil als Haustorium fungiert, während der obere Teil in die Pollenkammer erst etwa 2 Monate nach der Bestäubung 2 Spermatozoiden enthält. — Siphonogamie.</p> <p>8. Megasporangien an der vorderen Kante der Sporophylle.</p> <p>9. Megasporangium mit einem Integument, mit Pollen- und Archegoniumkammer.</p> <p>10. Megaspore schließt das ♀ Prothallium mit seinen 2, bisweilen mehr Archegonien ein, deren Befruchtung meist erst in der abgefallenen Samenanlage erfolgt.</p> <p>11. Embryo dikotyl, ohne Embryoträger, umgeben von Nährgewebe.</p> <p>12. Sekundäres Hadrom mit gehöft getüpfelten Tracheiden.</p>	<p>1. Mikro- und Megasporophylle.</p> <p>2. ♀ Blüten mit Perianth, von spiralig angeordneten Brakteen gebildet.</p> <p>3. Blüten eingeschlechtlich, diözisch oder monözisch (?).</p> <p>4. Vom Karbon bis in das Rotliegende.</p> <p>5. Mikrosporangien (reduzierte Sporophylle) je 3—6 der Länge nach sich öffnend, eine gestielte ♂ Blüte bildend (möglicherweise der „Stiel“ verwachsenen Filamenten entsprechend).</p> <p>6. —</p> <p>7. ♂ Gametophyt, das ♂ Prothallium mit einigen Zellen.</p> <p>8. Megasporangien an spiralig angeordneten Sporophyllen, welche mit den ebenfalls spiralig angeordneten, nach unten anschließenden, hochblattartigen Perianthblättern einen Strobilus bilden.</p> <p>9. Megasporangium mit einem Integument und Pollenkammer.</p> <p>10. Megaspore schließt das ♀ Prothallium ein, Archegonien am Scheitel desselben.</p> <p>11. Embryo nicht bekannt, wahrscheinlich dikotyl.</p> <p>12. Sekundäres Hadrom mit araucarioid getüpfelten Tracheiden, ohne Gefäße.</p>	<p>1. Mikro- und Megasporophylle zu mehreren bis wenigen Blüten bildend, bisweilen die ♀ Blüten (<i>Taxus</i>, <i>Torreya</i>) mit nur einem terminalen Sporophyll.</p> <p>2. Blüten meist ohne Perianth, mit solchem bei <i>Taxus</i> und <i>Torreya</i>.</p> <p>3. Blüten eingeschlechtlich monözisch oder (seltener) diözisch.</p> <p>4. Seit dem Rotliegenden bis in die Gegenwart.</p> <p>5. Mikrosporangien an der Unterseite der einfachen ungegliederten Sporophylle, einige bis 2.</p> <p>6. Mikrosporangien sich vermöge aktiver Zellen eines Exotheciums öffnend.</p> <p>7. ♂ Gametophyt, das ♂ Prothallium stark reduziert, in der Mikrospore eingeschlossen, durch Wind auf das Megasporangium übertragen, auf diesem den Pollenschlauch entwickelnd, der durch den Scheitel des Megasporangiums (Nucellus) bis zu einem Archegonium vordringt und einen Spermakern in die Eizelle des Archegoniums zur Vereinigung mit deren Kern gelangen läßt. — Siphonogamie.</p> <p>8. Megasporen am Rande oder an der Oberseite oder in den Achseln der Sporophylle.</p> <p>9. Megasporangium mit einem Integument.</p> <p>10. Das Megasporangium schließt die Megaspore und das ♀ Prothallium mit seinen Archegonien ein und verbleibt auf dem Sporophyten bis zur Samenreife. An der Oberfläche des ♀ Prothalliums entstehen mehrere (<i>Araucaria</i>) bis 2 Archegonien mit großer Eizelle, Bauchkanalzelle (oder Bauchkanalkern) und Halszellen.</p> <p>11. Embryo mit 2 bis mehreren Kotyledonen, an einem Suspensor, umgeben von Endosperm.</p> <p>12. Sekundäres Hadrom des Sporophyten mit Tracheiden, die vorzugsweise auf den Radialwänden mit einer Reihe gehöfter Tüpfel oder mit mehreren dicht aneinanderliegenden Reihen von Hoftüpfeln versehen sind; letzteres bei <i>Araucariaceae</i>.</p>

Gymnospermae	Hemiangiospermae
Gnetales	(Hypothetische Gruppe von Arber und Parker.)
<ol style="list-style-type: none"> 1. Mikro- und Megasporophylle, eingeschlechtliche Blüten bildend. 2. Blüten mit Perigon choritopal bei ♂ <i>Ephedrac.</i> und ♂ <i>Welwitschiac.</i> (<i>Tumboac.</i>), syntopal bei ♂ und ♀ <i>Gnetac.</i>, ♀ <i>Ephedrac.</i> und <i>Welwitschiac.</i> (?), ohne Perigon bei ♀ <i>Ephedrac.</i> und ♀ <i>Welwitschiac.</i>, wenn deren äußere Hülle als Fruchtblatt angesehen wird. (Letztere Auffassung von Wettstein bei ♀ <i>Welwitschia</i> angenommen, könnte auch für ♀ <i>Ephedrac.</i> gelten. 3. Blüten eingeschlechtlich, typisch diözisch, ausnahmsweise monözisch. 4. Aus den vergangenen Perioden nicht bekannt. 5. Mikrosporangien apikal, 2–3-fächerig, an der Unterseite von Sporophyllen, deren Filamente zu einem Säulchen (<i>Ephedrac.</i>, <i>Gnetac.</i>) oder zu einer Röhre (<i>Welwitschia</i> [<i>Tumboa</i>]) vereinigt sind. 6. Mikrosporangien sich vermöge aktiver Zellen eines Exotheziums öffnend. 7. ♂ Gametophyt, das ♂ Prothallium stark reduziert, mit 2 Spermakernen schon im reifen Pollenkorn (bei <i>Ephedra</i>) auf dem Megasporangium den Pollenschlauch entwickelnd, welcher durch das Nucellargewebe zur Makrospore vordringt. — Siphonogamie. 8. Megasporangium von einem schlauchartigen Fruchtblatt umgeben, fraglich bei <i>Ephedra</i> und <i>Welwitschia</i>. 9. Megasporangium mit einem griffelartigen Integument. 10. Das Megasporangium schließt die Megaspore und das ♀ Prothallium ein; letzteres bei den <i>Ephedrac.</i> vollständig und mit 3–5 Archegonien mit Bauchkanalzelle und Halszellen; bei <i>Welwitschia</i> vollständig, in dessen oberem Teil mehrere auf lange schlauchförmige Zellen reduzierte Archegonien den Pollenschläuchen durch den Nucellus entgegenwachsen und von diesen befruchtet werden; bei den <i>Gnetac.</i> unvollständiger aus zahlreichen Kernen bestehend, von denen einzelne als Eikerne fungieren, mit denen sich je ein Spermakern zur Befruchtung vereinigt. 11. Embryo dikotyl, an langem Suspensor, bei <i>Gnetum</i> und <i>Welwitschia</i> mit Nährfortsatz des Embryos im Endosperm. 12. Sporophyt im sekundären Hadrom mit Gefäßen. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Mikro- und Megasporophylle. 2. Blüten mit mehrblättrigem Perianth. 3. Blüten zwittrig, mit am oberen Ende stehenden Megasporophyllen. 4. Hypothetisch als im Mesozoikum existierend angenommen. 5. Mikrosporangien an reduzierten, spiralig angeordneten Sporophyllen. 6. Mikrosporangien sich vermöge aktiver Zellen eines Endotheziums öffnend. 7. ♂ Gametophyt, das ♂ Prothallium stark reduziert, in der Mikrospore eingeschlossen, durch Wind auf die Mikropyle der (orthotropen) Samenanlagen übertragen. — Siphonogamie. 8. Megasporangien am Rande von offenen Fruchtblättern. 9. Megasporangium mit einem Integument. 10. — 11. Embryo dikotyl. 12. —

Protangiospermae (Hypothetische Gruppe von A. Engler.)	Angiospermae
<ol style="list-style-type: none"> 1. Mikro- und Megasporophylle. 2. Blüten ohne Perianth oder mit Anfängen eines solchen. 3. Blüten zwittrig, mit am oberen Ende stehenden Megasporophyllen. Sporophyllen unbestimmter oder spiralförmiger oder zyklischer Anordnung. 4. Hypothetisch als im Mesozoikum existierend angenommen. 5. Mikrosporangien an der Ober- und Unterseite in der Nähe der Kanten der Sporophylle, welche unbestimmt oder spiralförmig oder zyklisch angeordnet waren. 6. Mikrosporangien sich vermöge eines Endotheziums öffnend. 7. ♂ Gametophyt, das ♂ Prothallium stark reduziert, in der Mikrospore eingeschlossen, meist durch Wind auf die Narbe des Megasporophylls übertragen. — Siphonogamie. 8. Megasporangien an den vereinten Rändern der apokarpen Megasporophylle oder am Grunde derselben. 9. Megasporangium mit oder ohne Integument. 10. Das Megasporangium entwickelt mehrere Makrosporenmutterzellen, von denen eine 4—1 keimende Megaspore bilden konnte. Schließlich wurde typisch ein rudimentäres Prothallium mit einem Befruchtungsapparat von einer Eizelle und 2 Synergiden, sowie mit 2 Polkernen und 3 Antipodenzellen. Der Befruchtungsapparat entspricht einem Archegonium, entsteht jedoch in anderer Weise als dieses. 11. Embryo monokotyl oder dikotyl. 12. Sporophyt mit geschlossenen und offenen Leitbündeln, ohne oder mit Faszikularkambium, wahrscheinlich zum großen Teil krautig und so, wie die Moose, zur Erhaltung als Fossilien wenig geeignet. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Mikro- und Megasporophylle, zwittrig oder eingeschlechtliche monözische oder diözische Blüten bildend. 2. Blüten mit Perigon oder Kelch und Blumenkrone oder ohne Blütenhülle, entweder typisch oder infolge von Abort. 3. Zwitterblüten allein oder mit eingeschlechtlichen auf derselben Pflanze oder eingeschlechtliche Blüten monözisch oder diözisch. 4. Seit der Kreidezeit reich entwickelt. 5. Mikrosporangien typisch 4, 2 an der Oberseite, 2 an der Unterseite, je 2 der rechten und je 2 der linken Seite vereinigt, bisweilen nur die der Oberseite entwickelt. Auch kommen mannigfache Vereinigungen der Mikrosporphylle vor. 6. Mikrosporangien sich vermöge eines Endotheziums öffnend. 7. ♂ Gametophyt in der Mikrospore auf das äußerste reduziert, vom Wind oder Insekten oder Vögeln auf die Narben derselben oder häufiger anderer Blüten übertragen, vor der auf den Narben stattfindenden Keimung mit einem vegetativen und einem generativen Kern, der im Pollenschlauch sich in 2 Spermakernen teilt oder der generative Kern schon innerhalb der Mikrospore diese Teilung vollziehend, so daß die Mikrospore 3 Kerne enthält. Auch können (bei Kleistogamie) die Pollenschläuche in die Narbe derselben Blüte vordringen und bei Wasserpflanzen (<i>Zostera</i>) die schon in der Anthere entwickelten Pollenschläuche an die Narben anderer Blüten herangetrieben werden. — Siphonogamie. 8. Megasporangien vorzugsweise an der Oberseite (Innenseite der Fruchtblätter), meist am Rand, bei in die Fruchtknotenöhrlung einspringenden Plazenten auch am Rand der Unterseite, bisweilen am Grunde der Fruchtknotenöhrlung oder rings um die zentrale Plazenta. 9. Megasporangien mit 1 oder 2 Integumenten, selten ohne solches. 10. Das Megasporangium entwickelt mehrere bis (meistens) eine Megasporenmutterzelle, von deren 4 Tochterzellen gewöhnlich nur die unterste zur keimfähigen Megaspore wird, selten auch die anderen. Bei der Keimung der im Megasporangium eingeschlossenen Megaspore (des Embryosackes) werden gewöhnlich 8, selten weniger (7—4) Kerne nach wiederholter Zweiteilung des Megasporenkernes erzeugt, von denen 3 der Mikropyle zugekehrte Kerne (der Eizelle und zweier Synergiden) den einem Archegonium entsprechenden, aber in anderer Weise entstandenem ♀ Sexualapparat darstellen. Die der Chalaza zugekehrten Kerne der Antipoden stellen einen Teil des ♀ Prothalliums dar, der meist aus nur 3, bisweilen aus weniger Kernen besteht, auch ganz fehlen kann, während andererseits die 3 typischen Antipodenkerne durch wiederholte Teilungen sich sehr stark, bei <i>Pandanus</i> bis zu über 60 Kernen vermehren können. Ferner vereinigen sich nach der Befruchtung die beiden sogenannten Polkerne und erzeugen das das Prothallium vervollständigende Nährgewebe des Samens. — Embryosäcke bisweilen 2—4sporig, ohne Ausbildung von Zellwandungen, zugleich mit Reduktion der Kerne der einzelnen Megasporen und dann bei 4 Megasporen 16kernig. 11. Embryo monokotyl oder dikotyl, selten (bei der Proteaceen-Gattung <i>Persoonia</i>) mit 3—8 schmalen Keimblättern, an einem Embryoträger oder ohne solchen. 12. Sporophyt im sekundären Hadrom mit Gefäßen, nur mit gehöften Tüpfeln versehenen Tracheiden bei den Magnoliaceen <i>Drimys</i> und <i>Zygogymum</i>, sowie bei den Trochodendraceen <i>Trochodendron</i> und <i>Tetracentron</i>. Spuren eines Faszikularkambiums auch bei einzelnen Monokotyledonen als Fortsetzung des Primärmeristems (welches meist als »Folgermeristem« bezeichnet wird).

Anhang.

Prinzipien der systematischen Anordnung mit besonderer Berücksichtigung der Angiospermen.

Nach Engler, in Engler und Gilg, Syllabus der Pflanzenfamilien, 9. und 10. Aufl., 1924, S. IX—XXII, mit einigen Ergänzungen in Absatz 29 und 34.

1. Über Verwandtschaft. Das Streben der wissenschaftlichen Klassifikation der Pflanzen oder der botanischen Systematik ist zunächst darauf gerichtet, die Pflanzenformen nach ihrer natürlichen Verwandtschaft in Gemeinschaften niederen und höheren Grades (in Arten, Gattungen, Familien, Familienreihen oder Ordnungen, Klassen, Abteilungen) zu gruppieren. Wenn hier von natürlicher Verwandtschaft gesprochen wird, so ist dies ein gewisser Pleonasmus; denn Verwandtschaft im wahren Sinne des Wortes ist immer eine natürliche. Aber in unendlich vielen Fällen, und namentlich in älteren Werken über Systematik der Pflanzen wird von Verwandtschaft gesprochen, wenn es sich nur um Ähnlichkeiten handelt, es wird sehr häufig von Familien angegeben, daß sie mit 2—5 oder mehr anderen verwandt seien, während sie mit denselben nur darin übereinstimmen, daß gewisse auch bei noch vielen anderen Familien auftretende Eigenschaften, wie z. B. Polystemonie, Haplostemonie, Polykarpie, Schopphaarbildung an Samen usw. bei den als verwandt bezeichneten Familien ebenso auftreten, wie bei der in Rede stehenden Familie. Es kommt sogar vor, daß der Begriff »verwandt« unrichtig angewendet wird, wenn zwei Familien nur in der Blattgestalt Übereinstimmung zeigen, während wirkliche genetische Verwandtschaft sich sowohl in Übereinstimmung der äußeren Gliederung, des anatomischen Baues der Vegetations- und Fortpflanzungsorgane und auch der chemischen Eigenschaften äußert, außerdem auch die Möglichkeit eines gemeinsamen Ursprunges auf demselben Gebiet der Erde erfordert. Oft ist genetische Verwandtschaft auch bei äußerlich einander sehr unähnlichen Pflanzenformen nachweisbar, wenn die auffallenden äußeren Eigenschaften durch klimatische Verhältnisse bedingt sind. Wenn man von der Ansicht ausgeht, daß alle Pflanzengruppen auf eine und dieselbe Art von Urzellen zurückgehen, dann kann man allerdings sagen, daß alle Pflanzenformen miteinander verwandt sind; aber es ist bei der großen Verschiedenheit einzelliger Organismen und der an ihnen hervortretenden verschiedenen Entwicklungstendenzen das Wahrscheinlichste, daß diese Uroorganismen, aus denen die verschiedenen Stämme des Pflanzenreichs hervorgegangen sind, sich innerlich schon erheblich unterschieden; es empfiehlt sich daher, den Begriff der Verwandtschaft im engeren Sinne für Angehörige desselben Stammes oder überhaupt nur da zu gebrauchen, wo vielseitige Erwägungen zur Erkenntnis eines genetischen Zusammenhanges führen. Das bedingt allerdings, daß bei der Feststellung der Verwandtschaft subjektives Ermessen nie ganz auszuschließen ist.

2. Fluktuierende Variationen und Mutationen. Außerlich verschiedene Phasen derselben Pflanze. Außerlich ähnliche Organismen in verschiedenen Klassen und Abteilungen. Systematischer Rang. Wichtigkeit der Entwicklungsgeschichte (Ontogenese). Parallelsippen. Bei der Feststellung der Gemeinschaften niederen oder höheren Grades muß so viel als möglich induktiv, nach Beobachtungen an lebenden Pflanzen, sei es an ihren natürlichen Standorten, sei es in der Kultur vorgegangen werden. Dies läßt sich namentlich bei einem großen Teil der niederen Pflanzen, deren Generationen ihren Entwicklungsgang in kurzer Zeit vollenden, durchführen. Auch viele »höhere« Pflanzen können in der Kultur in allen Phasen ihrer Entwicklung beobachtet werden. In vielen Fällen zeigt schon die rohe Beobachtung von massenhaften Aussaaten solcher Pflanzen, bei denen eine Vermischung mit einer anderen Art ausgeschlossen war, daß äußerlich sehr verschieden schei-

nende Formen denselben Ursprung haben können. So entstehen manchmal bei Aussaat von Nutzpflanzen und Gartenpflanzen neben Tausenden der Mutterpflanze \pm gleichenden Formen einige oder mehrere mit anders gestalteten Blättern, reicher oder schwächer entwickelten Blütenständen, kleineren oder größeren oder anders gefärbten Blüten. Wenn die einzelnen Organe nach Maß, Gewicht und Zahl variieren, so handelt es sich meist um fluktuierende Variationen; wenn dagegen neue Merkmale ohne Zwischenstufen auftreten und diese Merkmale erblich sind, so haben wir es mit Mutationen oder Mutanten zu tun. Sehr deutlich tritt die Verwandtschaft äußerlich verschiedener Bildungen hervor, wenn auf demselben Stock verschieden gestaltete Blüten (Pelorien bei Scrophulariaceen und Labiaten, ungeschlechtliche Blüten neben geschlechtlichen, gefüllte neben ungefüllten) oder anders belaubte Sprosse (geschlitzblättrige neben ganzblättrigen bei unseren Laubbäumen, mit einfachen Blättern versehene neben solchen mit geteilten Blättern) auftreten, und wenn es gelingt, durch Ableger oder Samen solche Abänderungen oder Variationen zu vermehren. Hierbei ist dann ferner zu beobachten, daß aus diesen Variationen auch wieder die ursprünglichen Formen entstehen können, was als Rückschlag oder Atavismus bezeichnet wird. Besonders wertvolle Einblicke in die Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen ergeben experimentell hergestellte Bastarde von Varietäten und Arten*). Noch auffallendere Erscheinungen, welche den Begriff der natürlichen Verwandtschaft illustrieren, zeigt die Entwicklungsgeschichte verschiedener niederer (Algen, Pilze) und höherer Pflanzen (Moose, Farne), bei denen aus verschiedenartigen Keimzellen einer Pflanze neue Individuen derselben Art wieder entstehen können und andererseits so verschiedenartig ausgestaltete Generationen (Phasen) auftreten, daß man sie, bevor ihre Entwicklungsgeschichte bekannt war, als Vertreter verschiedener Gattungen oder noch entfernter stehender Pflanzensippen angesehen hat. Aus solchen Beobachtungen und Betrachtungen ergibt sich, daß in den äußerlich verschiedenen Keimzellen derselben Pflanzen ein Teil ihrer Eigenschaften bei gewissen Nachkommen in die Erscheinung tritt, bei anderen verborgen (latent) bleibt und erst wieder bei der Einwirkung bestimmter äußerer Einflüsse (Licht, Temperatur, Feuchtigkeit, Nährstoffe) zum Vorschein kommt. Solche direkten Beobachtungen über natürliche Verwandtschaft lassen sich aber nur da machen, wo es sich um Sippen niederer Ordnung handelt, um Arten, Unterarten, Varietäten, Untervarietäten und Standortformen. Dagegen sind wir bei der Feststellung der Verwandtschaft höherer Sippen genötigt, auf indirektem Wege die natürliche Verwandtschaft zu ermitteln, und dabei leicht irrümlichen Auffassungen ausgesetzt. Es hat die Erfahrung gelehrt, daß nicht selten äußerlich sehr ähnliche Organismen (namentlich die durch dieselben stark wirksamen klimatischen Verhältnisse, wie excessive Feuchtigkeit oder Trockenheit beeinflussen) nur eine entfernte Verwandtschaft

*) Während man betreffs der Verwandtschaft von Gattungen oder Familien sich meist mit Hypothesen auf Grund der morphologischen Befunde begnügen muß, hat man in den beiden letzten Jahrzehnten auf Grund sehr eingehender und zeitraubender zytologischer Untersuchungen größere Fortschritte in der Erkenntnis des Verhaltens der Kleinarten artenreicher Gattungen (*Hieracium*, *Taraxacum*, *Rubus*, *Rosa*, *Alchimilla*) gemacht. Als gemeinsame Eigentümlichkeit hat sich ergeben ausgedehnte Polymorphie und Konstanz der Kleinarten oder Varietäten. Als ein Beispiel einer in dieser Richtung besonders fruchtbaren Untersuchung sei hier angeführt die Arbeit: G. Täckholm, »Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*, in *Acta Horti Bergiani* VII. No. 3, S. 97—381, mit 53 Fig. (1922)«. Untersucht wurden 293 Arten aus verschiedenen Sektionen. Ein Jahr vorher hatten K. Blackburn und J. W. H. Harrison in den *Ann. of Botany* XXXV, 159—188 eine Abhandlung über 25 britische Rosen publiziert: »The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour.« So liegen cytologische Untersuchungen über mehr als 300 Arten, davon etwa 100 *Caninae* vor. Als gemeinsames Ergebnis der 3 Forscher ergibt sich, daß die Mehrzahl der Rosen polyploid mit der Grundzahl 7 ist, nur einzelne aneuploid. Aus beiden Abhandlungen geht auch hervor, daß bei der Entstehung der Sippen die Bastardierung eine wichtige Rolle gespielt hat und die entstandenen Sippen infolge von Apomixis konstant geblieben sind. Täckholm stellt außerdem fest, daß die höchstchromosomigen Arten nördlichen Gebieten angehören. Er sieht ferner in den *Canina*-Rosen uralte in präglazialer Zeit entstandene Primärbastarde, deren hochchromosomige Eltern ausgestorben sind. Durch vegetative Mutation in einem sehr frühen Stadium der Entwicklung (Embryomutation wird angenommen) haben sich zahlreiche Lokalrassen entwickelt. — Es ist wohl klar, daß derartige Untersuchungen nur bei einzelnen Gattungen durchgeführt werden können.

besitzen. Man denke z. B. an Crassulaceen und *Mesembrianthemum* (Aizoaceen), an die succulenten *Euphorbia* und Cactaceen. Je weniger die äußere Gliederung eines Organismus vorgeschritten ist, eine desto größere Beachtung muß seinem inneren Bau und den chemischen Eigenschaften seines Zellinhalts zugewandt werden. So ist man zu der Erkenntnis gelangt, daß einzellige, kugelige, also äußerlich sehr ähnliche Organismen, nicht bloß sehr verschiedenen Familien, sondern auch verschiedenen Klassen und Abteilungen angehören können. Vorhandensein oder Fehlen von Zellkernen, von Chromatophoren, Kopulationserscheinungen, die Fähigkeit, gewisse Elemente (Schwefel, Kieselsäure) in größerer Menge aufnehmen zu können, das Vorherrschen bestimmter Teilungsrichtungen u. a. m. sind Eigenschaften, welche bei diesen niederen Organismen besonders beachtet werden müssen. Tut man dies, so sieht man, daß durch solche herrschenden oder dominierenden Eigenschaften mit jenen äußerlich auf niederster Stufe (einzelne kugelige Zelle) stehenden Pflanzen nicht selten andere in naher Beziehung stehen, welche eine weitergehende Gliederung und Arbeitsteilung zeigen. So gelangt man zur Feststellung von Verwandtschaftskreisen, deren systematischer Rang lediglich danach bestimmt wird, bis zu welchem Grade der Entwicklung ein durch gewisse Eigenschaften oder Dominanten charakterisierter Typus gelangen kann, d. h. welcher Progressionen er fähig ist. Wir erkennen hierbei, daß vielfach parallele Entwicklungsreihen auftreten und daß man sich hüten muß, die Parallelerscheinungen mit den eine Sippe charakterisierenden Erscheinungen auf gleiche Stufe zu setzen. So wie man verschiedene Verwandtschaftsreihen, von einzelligen Organismen ausgehend, erkennen kann, so lehrt auch die Entwicklungsgeschichte eines jeden pflanzlichen und tierischen Organismus, daß seine Entwicklung, wie weit er auch morphologisch vorgeschritten sein mag, von einer Zelle ausgeht. In diesem Entwicklungsgang treten nicht selten Gestaltungen auf, welche den höchst differenzierten Stufen niedrigerer Verwandtschaftskreise außerordentlich ähnlich sind. Dies hat zu der Vorstellung geführt, daß die Ontogenese eines Organismus die Entwicklungsgeschichte, welche eine Sippe, ein Stamm, eine Phyle, von niederen Anfängen ausgehend, in geologischen Zeiträumen durchgemacht hat, wiederhole, das heißt, daß die Ontogenese eines Organismus seiner Phylogenese entspreche. Dies ist häufig, aber keineswegs immer der Fall. Gerade bei der Beurteilung dieser Verhältnisse muß man sich immer gegenwärtig halten, daß viele Stämme eine Parallelentwicklung aufweisen; man muß sich hüten, Analogien für Beweise von Verwandtschaft zu halten. Alle diese Verhältnisse zeigen aber auch, daß für das Verständnis der Verwandtschaft und der systematischen Anordnung, insbesondere der Hauptstämme, die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte durchaus notwendig ist. Derartige systematische Forschungen sind etwas völlig anderes, als die praktischen Zwecken dienenden Klassifikationen; sie können nur gefördert werden durch monographische Studien aller bekannten Formen einer Sippe und der verschiedenen Entwicklungszustände derselben. Leider zeigt aber die Erfahrung, daß dies innerhalb größerer Verwandtschaftskreise, schon innerhalb größerer Gattungen nicht für alle Arten derselben durchzuführen ist, da selbst über Jahrzehnte ausgedehnte Bemühungen, z. B. beim Studium größerer Gattungen der nördlich gemäßigten Zone, es nicht ermöglichen, alle bekannt gewordenen Sippen derselben in Kultur zu bringen und vergleichend zu beobachten. Selbst ein mit großen Mitteln arbeitender Monograph ist genötigt, bei vielen Sippen sich mit oft recht unvollständigem Herbarmaterial zu begnügen. In noch viel höherem Grade ist man oft bei der Bearbeitung tropischer Pflanzenfamilien durch unzureichendes Material gehindert, die Untersuchungen so auszuführen, wie es die wissenschaftliche Behandlung erfordert. Das Auftreten von Parallelsippen in entfernten Gebieten hat auch zu der Hypothese Veranlassung gegeben, die Entstehung neuer Formen ohne weiteres als Folge der Versetzung einer Art nach einem neuen Gebiet und als die unmittelbare Ursache für die Erzeugung einer neuen Art oder Varietät anzusehen, obgleich man doch sicher weiß, daß neue Rassen neben der Stammart kollateral auf demselben Boden entstehen. Die Sache liegt so: Die aus ihrer Heimat in neue Verhältnisse gelangten Arten können entweder nicht abweichende Nachkommen erzeugen oder (oft erst nach längeren Zeiträumen) mutieren, dies können sie an 2, 3 und mehr Stellen tun, zugleich auch durch die neuen klimatischen Verhältnisse bis zu einem gewissen Grade (wenn auch nur selten

erblich) beeinflußt; so entstehen Parallelförmigen eines ursprünglichen Typus, die wir je nach dem Grade der Verschiedenheit von der Stammart als Rasse, Untervarietät, Varietät, Unterart bezeichnen.

3. Familien mit sehr gleichförmigen und solche mit ineinander übergehenden Merkmalen. Zu einer Familie werden einerseits diejenigen Formen vereinigt, welche in allen wesentlichen Merkmalen des anatomischen Baues, der Blattstellung, des Blütenbaues, der Sporenbildung oder der Frucht- und Samenbildung eine augenfällige Übereinstimmung zeigen, wie z. B. die Bacteriaceen oder Stäbchenbakterien, die Mucoraceen, die Lamellenschwämme oder Agaricaceen, die Armleuchtergewächse oder Characeen, die Polypodiaceen, die Gramineen, die Iridaceen, die Orchidaceen, die Cruciferen, die Umbelliferen, die Borraginaceen, die Labiaten, die Compositen, — anderseits diejenigen Formen, welche zwar untereinander in einzelnen der genannten Verhältnisse Verschiedenheiten zeigen, aber doch durch ein gemeinsames Merkmal, sei es der Zellbeschaffenheit, des anatomischen Baues, der Blüte oder Frucht verbunden sind, wie z. B. die Jungermanniaceen unter den Lebermoosen, oder aber durch Merkmale, welche offensichtlich ineinander übergehen, wie z. B. die Ranunculaceen. Hierbei erscheint die Zusammengehörigkeit um so sicherer, je mehr die Verschiedenheiten schrittweise auftreten. Ist letzteres nicht der Fall, dann machen sich häufig verschiedene Ansichten oder Hypothesen geltend, die von unkritischen Personen, welche andere Möglichkeiten nicht in Erwägung ziehen, nur zu oft als Tatsachen angenommen werden.

4. Monophyletische und polyphyletische Entwicklung. Große Verschiedenheiten des Umfangs der einzelnen Familien. Schon unter 1 wurde darauf hingewiesen, daß bei Beurteilung der Verwandtschaft von Pflanzenformen oder Pflanzensippen auch subjektives Ermessen eine Rolle spielt. Dies hängt namentlich mit den Vorstellungen zusammen, welche man sich von der Entwicklung der Organismen macht. Die Anhänger der Abstammungslehre oder der Descendenztheorie sind sich darüber einig, daß die heutige Pflanzenwelt das Produkt einer allmählichen Entwicklung ist, und meistens wird diese so aufgefaßt, daß dieselbe von einer Urzelle ausgegangen ist, deren Nachkommen verschiedene Eigenschaften annehmen und unter dem Einfluß ihrer Umgebung sowie innerer Vorgänge verschiedene Entwicklungsrichtungen einschlagen. So seien Hauptstämme entstanden, welche sich weiter verzweigten in Äste erster, zweiter, dritter Ordnung usw., das heißt also, es müssen alle späteren Entwicklungsglieder durch Spaltung älterer entstanden sein. Entweder sind diese neben den späteren Entwicklungsgliedern erhalten geblieben, oder sie sind ganz oder teilweise ausgestorben und damit sind die in größerer Zahl vorhandenen Lücken zwischen den vorhandenen Entwicklungsgliedern zu erklären. Eine derartige Entwicklung ist die monophyletische. Dieser Auffassung steht aber eine andere gegenüber, welche mir immer mehr für sich zu haben scheint. Wenn einzellige Organismen entstehen konnten, so ist ohne weiteres die Annahme berechtigt, daß dies an verschiedenen Stellen der Erde geschehen konnte und daß von vornherein die Verschiedenheiten der Existenzbedingungen eine verschiedenartige Konstitution zahlreicher Organismen bewirkten. Man bezeichnet jetzt allgemein die erblichen Eigenschaften der Organismen als idioplasmatische Unterschiede, Erbinheiten, Faktoren oder Erbfaktoren, auch als Gene, welche bei normaler Fortpflanzung immer erhalten bleiben, bei Bastardierungen sich mischen, bei Mutationen andere Zusammensetzungen eingehen. Mir scheint die Annahme berechtigt, daß bei der Entstehung einzelliger Organismen gleich anfangs mit verschiedenen Genen ausgestattete Schizophyten, Schizomyceten und Schizophyceen, Myxomyceten, Flagellaten, Dinoflagellaten, Bacillariaceen und Conjugaten entstanden. Chlorophyceen, Phaeophyceen und Rhodophyceen dürften aber auch das Flagellaten-Stadium durchgemacht haben, die Urformen der Phycomyceten und anderer Fungi das Chlorophyceen-Stadium, ebenso die Archegoniaten, die Gymnospermen und Angiospermen. Es ist aber wohl zu beachten, daß die den Antheridien und Oogonien der Chlorophyceen entsprechenden Antheridien und Archegonien von den Bryophyten an aufwärts bis zu den Pteridophyten durch ihre mehrzellige, die Sexualzellen einschließende Wandung auffallend verschieden sind, da wir diese Gametangien der Archegoniaten von den Gametangien der Phaeophyceen (Ectocarpaceen und Sphacelariaceen) nur durch Annahme von steril gewordenen peripherischen Sexualzellen primitiver Gametangien ableiten können. Daß die Blätter der Bryophyten und die der Pteridophyten nicht als homologe Bildungen

angesehen werden können, sei hier auch bemerkt. Auch bin ich entschieden der Ansicht, daß der Stamm (die Phyle) der Angiospermen nicht eine von den Gymnospermen abgezweigte Art darstellt, sondern sich neben diesen entwickelt hat. Somit müssen die Stämme, welche sich zu Bryophyten, den einzelnen Klassen der Pteridophyten, der Gymnospermen und Angiospermen ausbildeten, frühzeitig von den niederen Phaeophyceen nahestehenden Chlorophyceen sich abgezweigt haben, wenn sie nicht von vornherein selbständige, den Chlorophyceen nebengeordnete Urarchegoniaten oder Urembryophyten darstellten. Wie aber schon die Rhodophyceen und die Pilze frühzeitig eigenartige Entwicklungsrichtungen einschlugen, sind auch die Stämme, welche auf dem Lande die Vorherrschaft gewannen, frühzeitig im Karbon, einzelne auch schon im Silur und Devon (Psilophyten) hochentwickelt gewesen. Auch von den für die Erhaltung im fossilen Zustande wenig geeigneten Moosen wurden in neuerer Zeit Reste in älteren Formationen aufgefunden. Diese Entwicklung der Landflora folgte jedenfalls bald der im Kambrium beginnenden, im Silur und Devon vorschreitenden Zunahme des über das Meer sich erhebenden Landes. Aber ebenso wie einzellige Organismen an verschiedenen Stellen der Erde, und zwar zum Teil mit verschiedenen Eigenschaften, aufgetreten sein mußten, so muß auch die Entstehung von Archegoniaten an verschiedenen Stellen der Erde begonnen und verschiedene Wege eingeschlagen haben. So ist es zu erklären, daß zwischen Bryophyten und den übrigen Archegoniaten, ferner zwischen den Hauptstämmen der Archegoniaten, den *Lycopodiales*, *Sphenophyllales*, *Equisetales*, den *Filicales*, keine Mittelglieder existieren, daß innerhalb der *Filicales* die Sporophyten auf recht verschiedenem Wege Sporen erzeugten (als Eusporangiaten und als Leptosporangiaten). Die innerhalb derselben Klassen auftretende Heterosporie dürfte dagegen jedesmal auf Abzweigung vom primären Stamm beruhen. Neben den *Filicales* entwickelten sich wohl ziemlich gleichzeitig die *Pteridospermeae* oder *Cycadofilices* als erste Samenpflanzen in großer Menge und auch in nicht geringer Verschiedenheit ihrer Blattgestaltung, sodann die *Cordaitales*, *Cycadales*, *Bennettitales* und Coniferen. Bekanntlich sind mit Sicherheit Angiospermen erst aus der Kreidezeit nachweisbar, und zwar tritt gleich eine größere Anzahl von angiospermen Familien, besonders solche mit einfacher Blütenhülle auf. Eine Ableitung dieser Angiospermen von Gymnospermen, namentlich vom Typus der noch jetzt lebenden, scheint mir nicht möglich. Vielmehr bin ich der Ansicht, daß die Anfänge der Angiospermen in Zeiten zurückreichen, welche ihrem uns bekannten Auftreten in Europa und Nordamerika vorangingen, und in (meist tropischen) Gebieten, aus denen fossile Pflanzenreste nicht erhalten sind, sich entwickelt haben mögen. Auch ist es möglich, daß die ersten Angiospermen zarte, für die Erhaltung als Fossilien nicht geeignete Pflanzen waren, wie sie Arthur Meyer*) für eine bis zur Kreidezeit vorhandene Vorvegetation der Pteridophyten usw. annimmt. Jedenfalls spricht aber die Verbreitung vieler Familien, der Unterfamilien, Gattungen und Untergattungen dafür, daß 1. Angiospermen in verschiedenen Teilen der Erde als Angehörige verschiedener Stämme entstanden sein müssen; 2. die Angehörigen desselben Stammes unter verschiedenen Existenzbedingungen sich zu verschiedenen Sippen entwickelten, welche jetzt neben einzelnen gemeinsamen Merkmalen nicht durch Übergänge miteinander verbundene unterscheidende Merkmale aufweisen. Diese Art der Entwicklung oder Deszendenz bezeichnen wir als polyphyletische. Es muß mit einer Parallelentwicklung auch eine eigenartige Entwicklung verbunden gewesen sein, durch welche die Lücken zwischen den Sippen der größeren und kleineren Verwandtschaftskreise entstanden. Zudem hat die Erfahrung gelehrt, daß neue Formensprünge sowohl als Mutanten wie als Hybride entstehen, doch ist bei solchen in der Gegenwart stattfindenden Neubildungen die Zugehörigkeit zur Gattung nicht zweifelhaft.

Aus obigen Ausführungen geht hervor, daß Verschiedenheiten von Sippen nicht immer schrittweise, sondern sehr häufig auch sprungweise oder richtiger von vornherein unvermittelt aufgetreten sein müssen und demzufolge einzelne Formen oft isoliert stehen oder noch häufiger nur wenige Formen eine engere Gemeinschaft bilden. Dies hat zur Folge, daß bei der Begrenzung der Familien sich vielfach das subjektive Ermessen der einzelnen Forscher geltend machen muß. So kommt es, daß nicht bloß zu verschiedenen

*) Arthur Meyer: Die Vorvegetation der Pteridophyten, der Gymnospermen, Angiospermen und Bryophyten. Eine Hypothese. In Berichten der Deutschen botan. Gesellschaft, XXVIII (1910) 303—319.

Zeiten, je nach dem Grade der Erfahrung, sondern auch zu derselben Zeit die Familien in verschiedener Weise begrenzt wurden, je nachdem die Wertschätzung dieses oder jenes Merkmales mehr in den Vordergrund trat, besonders wenn man der Ansicht huldigte, daß jede Pflanzenform im natürlichen System unbedingt einer größeren Pflanzengemeinschaft angeschlossen werden müsse. Das letztere ist aber keineswegs notwendig, wenn man bedenkt, daß gleiche oder ähnliche Urformen an verschiedenen Stellen der Erde in verschiedener Weise morphologisch fortgeschritten sein können, — wenn man ferner berücksichtigt, daß sehr viele Formen ausgestorben sind. Es werden daher oft genug dieselben Formenkreise von den einen nur als Unterfamilien (zumeist mit der Endung *oideae*) oder Gruppen (mit der Endung *eae*), von den anderen als Familien (zumeist mit der Endung *aceae*) bezeichnet.

5. Ältere und jüngere Sippen der Verwandtschaftskreise. Für den noch immer fortschreitenden Ausbau des »natürlichen« oder richtiger »einer der Verwandtschaft entsprechenden Anordnung anstrebenden« Systems empfiehlt es sich, von allen sog. praktischen Rücksichten, welche Sache des künstlichen Systems sind, Abstand zu nehmen und ohne Rücksicht auf den Umfang sowohl große Familien, wie z. B. die der Leguminosen (einschließend *Mimosoideae*, *Caesalpinioidae*, *Papilionatae*), aufzustellen, wenn zwischen den verwandten Gruppen nur geringe graduelle Unterschiede auftreten, als auch kleine, ja selbst monotypische (nur eine Art enthaltende) Familien zuzulassen, wenn ein Formenkreis in seinen Merkmalen isoliert dasteht. Es muß aber hier darauf aufmerksam gemacht werden, daß leider in noch recht vielen Fällen ein befriedigender Einblick in die genetischen Beziehungen einander nahestehender Familien nicht gewonnen werden kann, weil einerseits unsere Kenntnisse infolge der Mangelhaftigkeit des für die Untersuchung zur Verfügung stehenden Materials zu entscheidenden Urteilen nicht ausreichen, anderseits nicht selten über das Zustandekommen der verwandtschaftlichen Beziehungen zwei oder mehr Annahmen möglich sind. Namentlich kommt man sehr oft in Verlegenheit, wenn es sich darum handelt, zu entscheiden, welche Sippen in einem Verwandtschaftskreis als die älteren, welche als die jüngeren anzusehen sind. Vielfach ist man genötigt, sich mit einer vorläufigen Stellungnahme zu begnügen und Sippen nur deshalb in einer Kategorie zu vereinigen, weil sie auf annähernd gleicher Entwicklungsstufe stehen. Dann verfährt man also in gleicher Weise wie bei der Aufstellung eines künstlichen Systems.

6. Zusammenfassung der Familien zu Unterreihen, Reihen, Klassen. Die Zusammenfassung der Familien zu Unterreihen, dieser zu Reihen und der Reihen zu Klassen erfolgt mit Rücksicht auf die mehreren Familien oder mehreren Reihen gemeinsamen Merkmale; jedoch kommt es hierbei nicht selten vor, daß einzelne Gattungen das eine ganze Reihe oder Klasse charakterisierende Merkmal nicht besitzen, nichtsdestoweniger aber in der betreffenden Reihe oder Klasse belassen werden müssen, wenn sie in ihren übrigen Eigenschaften mit den Gliedern einer dieser Reihe zuzurechnenden Familie übereinstimmen. Dies kann nicht verwundern, wenn man an die Tatsachen denkt, welche deutlich zeigen, daß oft durch viele Generationen hindurch einzelne Merkmale latent bleiben können (vgl. § 2). Aus diesem Grunde stößt jeder Versuch, einen analytischen Schlüssel für das natürliche System auszuarbeiten, auf die größten Schwierigkeiten; ja ein solcher Schlüssel ist korrekt nur für ein bestimmtes Florengebiet herzustellen, dessen Arten dem Verfasser alle so bekannt sind, daß er auch die erwähnten Ausnahmen berücksichtigen kann.

7. Wesentliche und unwesentliche Merkmale. Die Erfahrung, daß einzelne Merkmale zur Charakterisierung größerer Pflanzengemeinschaften verwendet werden können, andere nicht, führte zu der Annahme von wesentlichen und unwesentlichen Merkmalen. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß selbst sehr wesentliche Merkmale bei den durch sie charakterisierten Gruppen nicht immer konstant auftreten; es hat sich ferner herausgestellt, daß viele Merkmale in der einen Pflanzengruppe wesentlich, in der anderen unwesentlich sind, so z. B. Art der Konidienbildung, Blütenfarbe, Sekretzellen, Sekretgänge, Milchsaftschläuche, Beschaffenheit der Samenanlagen (z. B. Araceen), Zahl der Kotyledonen, Nebenblätter, Blattstellung, Verwachsung von Blumenblättern usw.

8. Wertschätzung morphologischer, anatomischer und bei der Fortpflanzung auftretender Merkmale. Serodiagnostik. An verschiedenen Pflanzensippen, sowohl der niederen wie der höheren Pflanzen, welche wir unzweifelhaft als natürliche Familien oder Familienreihen ansehen dürfen, läßt sich leicht zeigen, daß mehrere der von den Systematikern früher oder später sehr in den Vordergrund gestellten Merkmale zur Charakterisierung größerer Gemeinschaften nicht geeignet sind. So hat man z. B. erkannt, daß die früher bei der Klassifizierung der als Thallophten zusammengefaßten Pflanzen so hochgestellten Fortpflanzungsverhältnisse bisweilen in verwandtschaftlich entfernt stehenden Sippen wiederkehren und demnach eine sekundäre Rolle spielen, daß dagegen die Beschaffenheit der Vegetationsorgane und die Beschaffenheit des Zellinhaltes sich für größere Gemeinschaften konstant erweisen. Ebenso hat man bei den Archegoniaten die Klassifizierung in *Isosporae* und *Heterosporae* nun in zweite Linie gestellt, nachdem man sich von der größeren Konstanz in der Entwicklung der Vegetationsorgane überzeugt hat. Bei den Angiospermen läßt sich nachweisen, daß oft schon in einer und derselben Familie, ja selbst einer Gattung die Formen der Blütenhülle, die Formen der Blütenachse auftreten, nach denen früher die Unterabteilungen der Monokotyledoneen und Dikotyledoneen gebildet wurden. Bei anderen Familien (z. B. bei den Nymphaeaceen, Guttiferen) läßt sich der geringe Wert der sonst oft sehr wichtigen Stellungsverhältnisse der Blütenteile dartun, bei wieder anderen, wie z. B. bei den Araceen, die geringe Bedeutung des in vielen Familien so konstanten Nährgewebes für die Unterscheidung von Unterfamilien. Dagegen erweisen sich in zahlreichen Fällen Sproßverhältnisse, Blattstellungsverhältnisse, Blattnervatur, die Beschaffenheit der Haare, der Bau und das Dickenwachstum der Leitbündel, die Art der Gefäßperforation, die Beschaffenheit des mechanischen Gewebes, namentlich aber das Vorhandensein und die Entwicklung von Sekretbehältern oft von großer Konstanz und somit von hohem, die Verwandtschaft dartuend und zugleich diagnostischem Wert. Andererseits sind aber auch in einzelnen Familien diese anatomischen Merkmale nicht konstant; zur Charakterisierung von Reihen oder noch umfassender Gruppen sind sie meist nicht geeignet.

Die größeren Abteilungen der Angiospermen, die Monokotyledoneen und Dikotyledoneen, werden stets nur durch die Beschaffenheit des Embryos und der Leitbündel auseinandergehalten werden können; für die Monokotyledoneen fehlt es vollständig an einem durchgreifenden Merkmal, nach welchem die Familienreihen sich in Gruppen verteilen ließen. Bei den Dikotyledoneen aber ist man trotz der mehrfach vorkommenden Unbeständigkeit der Blütenhülle nicht in der Lage, letztere für die Gruppierung der Familienreihen ganz außer acht zu lassen. Jedenfalls hat sie sich von höherem Wert erwiesen als die Beschaffenheit der Blütenachse.

Eine Art Blutsverwandschaft zeigt sich auch bei den Arten einer Familie in dem \pm übereinstimmenden Verhalten ihrer Eiweißstoffe zum Blutserum von Tieren, in deren Blutbahn Eiweißstoff einer Art derselben Familie gebracht worden war. Man hat dieses Verfahren der *Serumdiagnostik* auch zur Feststellung des Verwandtschaftsgrades von Pflanzen verschiedener Familien verwendet, und Prof. Mez hat auf Grund seiner und seiner Schüler serodiagnostischen Untersuchungen einen Stammbaum für das ganze Pflanzenreich aufgestellt, über dessen Zuverlässigkeit weitere Untersuchungen entscheiden müssen. Jedenfalls wird darauf zu achten sein, ob die aus der Serodiagnose sich ergebenden Resultate mit den morphologischen Tatsachen in Einklang stehen.

9. Streben nach Darstellung der wahrscheinlichen genetischen Entwicklung oder wenigstens Berücksichtigung der morphologischen Stufenfolge. Die Aufgabe der wissenschaftlichen Systematik ist es aber nicht bloß, die durch gemeinsame Merkmale ausgezeichneten Formen zu Gruppen niederer oder höherer Ordnung zu vereinigen, sondern sie hat danach zu streben, daß bei der Anordnung der Pflanzen die wahrscheinliche genetische Entwicklung oder wenigstens die morphologische Stufenfolge derselben zum Ausdruck kommt.

10. Die möglichst zu berücksichtigende Paläobotanik gibt nur eine lückenhafte Grundlage. Wären die Pflanzenformen in den Ablagerungen der vergangenen Erdperioden alle oder zum großen Teil so gut erhalten, daß man mit Zuverlässigkeit ihr Verhältnis zu den gegenwärtigen Formen feststellen könnte und auch einen Überblick über alle Formen bekäme, welche einmal existiert haben, so hätte man einen sicheren Anhalt. Da aber die niederen Pflanzen größtenteils gar nicht und auch von den höheren

Pflanzen nur verhältnismäßig wenige zur Erhaltung im fossilen Zustand befähigt sind, da ferner von den erhaltenen Formen gerade die Blütenteile, das Innere der Früchte und Samen sowie der anatomische Bau nur äußerst selten klarzustellen sind, so bietet die Paläobotanik (Pflanzenpaläontologie) für die Aufstellung des Systems eine zwar nicht ganz von der Hand zu weisende, aber doch nur lückenhafte Grundlage.

11. Vorzugsweise Berücksichtigung des anatomischen Baues und der äußeren Gliederung der Pflanzen. Wir sind daher darauf angewiesen, das System mit Rücksicht auf den anatomischen Bau und die äußere Gliederung der gegenwärtig existierenden Pflanzen und einer verhältnismäßig geringen Anzahl gut erhaltener fossiler Formen aufzustellen.

12. Was ist bei der Ermittlung der Stufenfolge zu beachten? Es handelt sich hierbei um die Ermittlung der Stufenfolge, welche in der Entwicklung der einzelnen Organe stattgefunden hat, ferner um die Ermittlung der Merkmale, welche bei den unter verschiedenen Existenzbedingungen lebenden Mitgliedern einer Familie gleich bleiben, im Gegensatz zu denjenigen, welche die Pflanze für das Leben unter besonderen Existenzbedingungen befähigen. Mit der Kenntnis der früheren Existenzbedingungen der Pflanzen eines Typus ausgerüstet, vermöchte man wohl aus der Art der Anpassungserscheinungen auch auf das Alter der Formen zu schließen und danach wenigstens innerhalb der Familien eine phylogenetische Reihenfolge festzustellen. Wir kennen aber nicht die früheren Existenzbedingungen eines Typus, wir wissen z. B. nicht, ob eine heute als Wasserpflanze existierende Art von Landpflanzen abstammt oder von Wasserpflanzen. Wir müssen uns demnach vorzugsweise von den schrittweise auftretenden Veränderungen leiten lassen, welche wir an den lebenden Formen eines Typus wahrnehmen, müssen Erfahrungen darüber sammeln, ob diese häufiger auftreten, und müssen endlich in Erwägung ziehen, ob die Umgestaltungen derart sind, daß dadurch die Existenzfähigkeit des Typus unter den ihm jetzt umgebenden Verhältnissen erhöht wird.

13. Schwierigkeiten bei der Beurteilung einfacher Formen, ob sie auf Ursprünglichkeit oder Reduktion beruhen. Sowohl die komplizierteren Gestaltungen, welche aus einfacheren hervorgegangen sind, als auch die äußerlich einfacheren, welche durch gewisse Umstände, z. B. Parasitismus oder Trockenheit des Klimas, dahin beeinflußt wurden, daß die bei ihren Vorfahren weiter entwickelten Organe auf niedrigerer Stufe stehenblieben oder aber zweckmäßig umgebildet, eingeschränkt (reduziert) wurden, sind spätere Bildungen und müssen im natürlichen System hinter denjenigen Formen folgen, welche noch nie eine höhere Stufe erreicht haben. So unbestreitbar dieser Satz an sich ist, so bereiten doch gerade viele einfach gebaute Formen große Schwierigkeiten, weil es nicht immer leicht, ja manchmal gar nicht zu entscheiden ist, ob eine einfach gebaute Form einen ursprünglichen oder einen reduzierten Typus repräsentiert. So kommt es, daß von den Botanikern in das Pflanzensystem oft genug eine subjektive Meinung hineingelegt werden muß und daß, wenn auch das natürliche System jetzt in seinen Grundzügen (wenigstens betreffs der Stufenfolge) feststeht, dasselbe in Einzelheiten noch immer Schwankungen unterworfen ist und immer unterworfen sein wird. Es ist noch zu bemerken, daß eine jede auf natürlichem Wege später entstandene, nicht individuelle, sondern erblich gewordene Bildung als Progression bezeichnet werden kann, auch wenn ihre Gestaltung in mancher Beziehung zunächst als Rückschritt erscheint. So können bei Parasiten und Xerophyten die Blätter in ihrer Entwicklung sehr zurücktreten und bei manchen Saprophyten die Wurzeln ganz ausbleiben; nichtsdestoweniger nehmen sie phylogenetisch eine höhere Stufe ein als die mit gleichen Blüten und Früchten versehenen Pflanzen, welche vollkommene Blätter und Wurzeln besitzen; denn diese reduzierten Gewächse haben neue Wege der Gestaltung eingeschlagen, welche sie zu einer eigenartigen Existenz befähigen. Es kommt auch vor, daß von 2 Familien einer Reihe die eine die Stufe x , die andere die Stufe $x + 1$ erreicht, wie es z. B. bei den beiden Familien der *Rosales*, den *Saxifragaceae* und *Podostemonaceae*, der Fall ist; aber damit ist durchaus nicht gesagt, daß die letzteren direkt von den ersteren abzuleiten seien, sondern es ist vielmehr wahrscheinlich, daß beide von einem Urtypus U abstammen, und es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß die auf der Stufe $x + 1$ stehenden *Podostemonaceae* eher ent-

standen sind als die auf der morphologisch früheren Stufe *x* stehenden *Saxifragaceae*. Man kann daher die *Podostemonaceae* entweder an den Anfang der *Rosales* oder bei den *Saxifraginae* hinter die *Saxifragaceae* oder hinter die *Saxifraginae* als *Podostemoninae* stellen.

14. Auf gleicher Progressionsstufe befindliche Formen sind nicht ohne weiteres als nächstverwandt anzusehen (sogenannte Convergenzen). Berücksichtigung anatomischer Verhältnisse, welche nicht zu den äußeren Lebensverhältnissen in näherer Beziehung stehen, und Berücksichtigung der geographischen Verbreitung sind von hohem Wert für die Systematik. Bei der Verfolgung der Progressionen ist immer festzuhalten, daß bei weit verbreiteten Formen dieselbe Progression mit geringen Variationen an verschiedenen Stellen eintreten kann. Es liegt demnach die Gefahr nahe, daß man die auf der gleichen Progressionsstufe befindlichen Formen (sogenannte Convergenzen) ohne weiteres als nächstverwandt ansieht, während doch vielmehr eine reale Verwandtschaft zwischen denjenigen Formen besteht und bestanden hat, welche eine Progressionsreihe ausmachen. Man wird daher vorzugsweise auf diejenigen Merkmale zu achten haben, welche in den einzelnen Progressionsreihen sich gleich bleiben. Formen, welche hinsichtlich des Blütenbaues Progressionen darbieten, erweisen sich oft zusammengehörig durch die gleichartige Beschaffenheit ihres anatomischen Baues, und Formen, welche hinsichtlich ihres ernährungsphysiologischen Verhaltens Progressionen zeigen, sind eng verbunden durch gleichartigen Bau ihrer Blüten und gleiche Stellungsverhältnisse ihrer Blattorgane. Früher stützte man sich bei der Umgrenzung der Verwandtschaftskreise fast ausschließlich auf die Blütenverhältnisse, aber es gewährt hierbei auch eine wesentliche Stütze die Berücksichtigung der Anatomie und der geographischen Verbreitung. Es hat sich nämlich bei neueren Untersuchungen schon sehr oft herausgestellt, daß der rote Faden zur Verbindung der inniger miteinander verwandten Formen gefunden wird, wenn man namentlich diejenigen anatomischen Verhältnisse berücksichtigt, welche nicht zu den äußeren Lebensverhältnissen in näherer Beziehung stehen. Ebenso führt die Berücksichtigung der geographischen Verbreitung zu wichtigen systematischen Resultaten, namentlich dann, wenn es sich um Formen handelt, deren Verbreitungsmittel nur eine beschränkte Wanderung über die Erde zulassen. — Im folgenden werden die Progressionen, welche an den verschiedenen Teilen der Pflanze wahrgenommen werden, aufgeführt.

15. Progressionen im anatomischen Bau. In anatomischer Beziehung können — abgesehen von den bekannten, in dem in diesem Werk durchgeführten System klar hervortretenden, einer speziellen Erläuterung kaum bedürftigen Stufen, die von den einzelligen, einzeln oder in Kolonien lebenden Pflanzen zu den aus Zellkomplexen bestehenden Zellen- und Gefäßpflanzen hinauf führen — nur noch wenige Stufen unterschieden werden. Diese beruhen auf einer weitergehenden Differenzierung der Gewebe, auf einer weitergehenden Verteilung der physiologischen Aufgaben auf verschiedene Zellen oder Zellkomplexe, bei reduzierten Formen auch auf einer Reduktion einzelner Gewebesysteme. Wenn die Trichome zu Sekretionsorganen oder zu Absorptionsorganen werden, wenn im Hautgewebe sich ein besonderes Wassergewebe ausbildet, wenn die sonst gleichmäßig an der Stengeloberfläche verteilten Spaltöffnungen nur in den Furchen des Stengels entwickelt werden, wenn das Assimilationsgewebe sich lokalisiert, wenn im Grundgewebe Sekretbehälter entstehen, wenn dieses von Spikularzellen durchsetzt wird, wenn in den Leitbündeln das Kambium sich regeneriert, wenn im Grundgewebe ein Bündel erzeugendes Meristem auftritt, wenn an Embryonen sich Fortsätze bilden oder die Keimlinge schon auf der Mutterpflanze sich kräftig entwickeln und heranzuwachsen beginnen, so sind dies alles Progressionen. Eine andere Frage aber ist die, ob diese Progressionen einen systematischen Wert haben. Das gilt in erster Linie von solchen, welche eine Sippe charakterisieren, deren Glieder unter verschiedenen klimatischen Verhältnissen gedeihen, in zweiter Linie auch von solchen, welche bei einer zwar nur unter bestimmten klimatischen Verhältnissen vegetierenden, aber formenreichen Sippe konstant auftreten. Viel häufiger als durch solche Progressionsmerkmale werden natürliche Sippen charakterisiert durch diejenigen anatomischen Merkmale, deren Verschiedenartigkeit nicht mit der Erfüllung anderer Aufgaben in Verbindung steht. Der Schutz, welchen dicht stehende Trichome

jungen Organen gegen übermäßige Transpiration gewähren, bleibt derselbe, mögen die Trichome einzellige, gegliederte oder aber Schuppenhaare sein; ganze Sippen und Familien sind aber oft durch eine Form der Haare charakterisiert. Die physiologische Leistung der Schließzellen der Spaltöffnungen ändert sich nicht mit den verschiedenen, bei einzelnen Sippen aber gleichartigen Teilungsvorgängen der jungen Oberhautzellen vor der Entwicklung der Spaltöffnungen; daher ist die Art der Ausbildung von Nebenzellen der Schließzellen von systematischem Wert. Die für einzelne Sippen charakteristische Verteilung der mechanischen Gewebelemente dient trotz ihrer Verschiedenheit dem gleichen Zweck, und die mit bikollateralen Leitbündeln versehenen Pflanzen leben unter gleichen Verhältnissen, wie solche mit kollateralen Bündeln; daher ist das Vorhandensein bikollateraler Bündel systematisch wichtig. Auch ist kaum anzunehmen, daß es für die mit Sekretbehältern versehenen Pflanzen physiologisch von Bedeutung ist, ob sich jene bei gleichem Sekret schizogen oder schizolytisch entwickeln, und so verdienen auch diese Verhältnisse bei systematischen Fragen Beachtung.

16. Progression in der Entwicklung der Sprosse. Sprosse mit alternierender und quirlständiger Blattstellung. In der Entwicklung der Sprosse bestehen zunächst Progressionen vom einfachen Sproß zum Sproßverband, sodann vom Sproßverband mit gleichartigen Sprossen zum Sproßverband mit verschiedenen Aufgaben dienenden Sprossen, vom Sproßverband mit entwickelten oberirdischen Internodien zum Sproßverband mit unterirdisch gestauchten Internodien (Knolle oder Zwiebel), vom Sproß mit assimilierenden Laubblättern zum Sproß mit vorzugsweise oder ausschließlich assimilierendem Stamm. In vielen großen Familien (*Liliaceae*, *Araceae*) können wir fast alle diese Progressionen der Sproßentwicklung in verschiedenen Gruppen verfolgen, sehen aber dabei andererseits die Blattstellung fast immer gleich (alternierend) bleiben. — Wenn in anderen Familien alternierende und echt quirlständige oder dekussierte Stellung der Sproßblätter wahrgenommen wird, so ist die eine nicht als eine Progression von der anderen her anzusehen. Wohl aber kann man von einer Progression sprechen, wenn bei einer Form mit typisch spiraliger Stellung der Blätter an einem unterwärts alternierende Blätter tragenden Sproß die oberen zu einem Quirl zusammentreten und nunmehr die folgenden Blätter einen mit dem vorigen alternierenden Quirl bilden, wie dies z. B. bei der *Liliaceae Paris* der Fall ist. An den Blättern selbst können wir mannigfache Progressionen in der Gliederung und Verzweigung unterscheiden, die unendlich oft wiederkehren, aber auch bisweilen wie die vorher angedeuteten Progressionen der Sproßentwicklung konstant werden.

17. Progression in der Entwicklung der Blütenstände. Komplizierte, einer Zwitterblüte entsprechende Blütenstände. Auch bei den Blütenständen sind Progressionen nachzuweisen. Zwar kann man nicht den racemösen Typus höher stellen als den cymösen oder umgekehrt, zumal sich auch beide von einer Urform, der Rispe, ableiten lassen; aber in beiden Fällen können mannigfache Komplikationen eintreten, zunächst dadurch, daß die Hauptachsen oder die Nebenachsen oder beide sich nicht strecken, daß anstatt des Längenwachstums Breiten- oder Dickenwachstum in den Achsen eintritt, daß sich Dorsiventralität ausbildet, ferner darin, daß die Hochblätter der Blütenstände untereinander verwachsen, daß einzelne Zweige des Blütenstandes steril werden und anderen Zwecken, als den ursprünglichen, dienen, daß endlich die einzelnen Teile des Blütenstandes verschieden ausgebildete Blüten tragen. Die phylogenetisch am weitesten vorgeschrittenen Blütenstände sind diejenigen, welche so kompliziert sind, daß sie einer Zwitterblüte entsprechen, wie z. B. die Blütenstände mancher *Araceen*, *Euphorbiaeen* und *Compositen*.

18. Progression bei den Organen der geschlechtlichen Fortpflanzung. Haploide Gametophyten, diploide Sporophyten. Veraltete Unterscheidung von Kryptogamen und Phanerogamen. Blüten (Komplexe von Sporophyllen) auch bei mehreren Pteridophyten. Samenpflanzen nicht nur bei Gymnospermen und Angiospermen. Asiphonogame und siphonogame Embryophyten. Die mannigfachsten Progressionen finden sich bei den Organen der geschlechtlichen Fortpflanzung. Wiederholt sehen wir bei tiefer stehenden Abteilungen des Pflanzenreiches Isogamie in Heterogamie oder Oogamie übergehen, wobei immer haploide Gametophyten (d. h. Pflanzen, deren Zellkerne die einfache ihnen zukommende Chromosomenzahl besitzen) nach der in der Vereinigung zweier mit einem

Zellkern versehenen Gameten bestehenden Befruchtung eine diploide (d. h. mit einem die doppelte Zahl der Chromosomen aufweisenden Zellkerne versehene) Zygote oder Spore bilden, die entweder für sich allein schon einen Sporophyten darstellt oder sich zu einem solchen weiter entwickelt. Häufig ist schon mit dem Keimungsprozeß der Zygote eine Reduktionsteilung des Zellkerns verbunden, so daß aus den neugebildeten Zellen wieder haploide Pflanzen entstehen, während bei anderen mehrzellig gewordenen Pflanzen diese Reduktionsteilung erst an den ausgewachsenen Sporophyten eintritt. Bei wiederum anderen niederen Pflanzen (Florideen, Ascomyceten, Basidiomyceten) führt die Befruchtung zur Entstehung einer mit der Mutterpflanze in Verbindung bleibenden, bisweilen (bei Uredineen) auch noch von der Mutterpflanze losgelöst auf anderer Wirtspflanze sich weiter entwickelnden diploiden Sproßfruchtform, die man je nach ihrer Entwicklung als Gonimoblastom, Ascoblastom, Basidioblastom bezeichnen kann. Bei den Ascoblastomen und Basidioblastomen erfolgt die Reduktionsteilung bei der Bildung der Ascosporen oder Basidiosporen, bei der Floridee *Scinaia* erfolgt die Reduktionsteilung bei der Keimung der diploiden Oospore, so daß aus derselben ein haploides Gonimoblastom mit haploiden Karposporen hervorgeht, während bei anderen Florideen aus der diploiden Oospore ein diploides Gonimoblastom sich entwickelt, aus dessen diploiden Karposporen diploide Tetrasporenpflanzen entstehen, auf welchen bei Entwicklung der Tetrasporen Reduktion eintritt. Schon diese Tatsachen zeigen, daß die sog. Kryptogamen sehr verschiedenen Stämmen angehören und daß die haploide oder diploide Chromosomenzahl nicht die verschiedene Ausgestaltung der einzelnen Generationen bedingt. Die schönste Stufenfolge aber können wir bei den Archegoniaten und von denselben aufwärts in der Entwicklung der Sporophyten sowie der Gametophyten (Prothallien) verfolgen. Während bei den Sporophyten eine Progression von wenig gegliederten Körpern (thalloidische Lebermoose*) zu Kormophyten stattgefunden hat, macht sich bei den Prothallien die Progression darin geltend, daß die ♀ massiger werden und meist nur wenige (Ausnahmen bei einzelnen Lycopodiaceen und Cycadaceen) Archegonien entwickeln, bisweilen auch in den Sporen eingeschlossen bleiben, während bei den ♂ immer weiter gehende Reduktion bis an die Grenze der Möglichkeit eintritt. Schließlich sehen wir die ♀ Prothallien auch noch während der Befruchtung in der Spore größtenteils eingeschlossen bleiben und sogar in ihnen den Embryo zur Ausbildung gelangen (*Selaginella apus* und *S. rupestris*). Der haploide Gametophyt der Archegoniaten, Gymnospermen und Angiospermen zeigt einerseits sehr verschiedene Stufen vom Thallom eines Teiles der Lebermoose und aller Pteridophyten bis zu dem Kormophyten der Moose und vom reduzierten ♂ Prothallium der Hydropteridineen und *Lycopodiales ligulatae* zum Pollenpflänzchen, andererseits von dem in der Makrospore eingeschlossenen ♀ Prothallium der Hydropteridineen und *Lycopodiales ligulatae* zum ♀ im Embryosack eingeschlossenen, vollkommenen Prothallium der Gymnospermen oder dem reduzierten der Angiospermen. Bei allen diesen Pflanzen, seien sie thallophytisch, seien sie kormophytisch, ist der aus der befruchteten Eizelle hervorgehende diploide Embryo anfangs in dem Archegonium oder in dem die Megaspore (Makrospore) ausfüllenden Prothallium eingeschlossen und wird wie das Gonimoblastom, das Ascoblastom und das nicht Wirt wechselnde Basidioblastom von der proembryonalen Generation ernährt, bis er als Sporophyt weiter auswächst und mit Reduktionsteilung der Zellkerne seine Sporen (Isosporen oder Heterosporen) entwickelt. Nun spricht man vielfach immer noch von Kryptogamen und Phanerogamen, obwohl ein Teil der ersteren, eben die Archegoniaten, zusammen mit den letzteren einem und demselben Urtypus entsprossen sein muß, die übrigen Kryptogamen aber ganz anderen Typen angehören und bei den »Phanerogamen« die Gameia ebenso oder noch mehr verborgen vor sich geht, wie bei den Archegoniaten. Man bezeichnet auch noch bisweilen die Phanerogamen unrechtmäßig allein als Blütenpflanzen im Gegensatz zu den kryptogamischen Sporenpflanzen, obwohl Pollen und Embryosäcke den Sporen homolog sind und die Sporophylle von *Equisetum*, von vielen *Lycopodium*, *Selaginella*, *Struthiopteris*, *Blechnum spicant* und anderen gerade so eine Blüte bilden, wie die Sporophylle der Gymnospermen und nacktblütigen Angio-

*) Neuerdings ist man geneigt, eine Progression in umgekehrter Richtung (vom Kormophytismus zur Thalloidie) anzunehmen.

spermen. Ebenso wenig kann man die Phanerogamen und die Pteridophyten allein als Kormophyten bezeichnen, da eben doch der größte Teil der Moose auch, allerdings in der Gametophytengeneration, Kormophyten sind. Auch Samen kommen nicht ausschließlich den Phanerogamen zu; denn wir haben Samen nicht nur bei den Pteridospermen, welche ich jetzt zu den Gymnospermen stelle, sondern auch bei *Selaginella apus* und *S. rupestris*, deren Embryo von dem der Mutterpflanze aufsitzenden Megasporangium eingeschlossen ist, während andererseits bei den *Cycadales* der eigentliche Befruchtungsprozeß in der Samenanlage erst nach dem Abfallen derselben erfolgt, wie bei den abgelösten Megasporangien der Hydropteridineen und der meisten Selaginellen. Auf Grund dieser Erwägungen bin ich dazu gekommen, die Bryophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen als Embryophyten zu bezeichnen und den asiphonogamen Embryophyten (Bryophyten und Pteridophyten) die siphonogamen Embryophyten (Gymnospermen und Angiospermen) gegenüberzustellen.

19. Blütenbau. In den Blüten kommt zunächst die Blütenachse in Betracht. Da die Blüte ein Sproß ist, so entsprechen die Blüten mit konvexer Blütenachse am meisten dem ursprünglichen Typus. Dagegen führen zu weiter vorgeschrittenen Stufen: a) interkalare Streckung einzelner Internodien zwischen einzelnen Formationen der Blüte; b) scheibenförmige Verbreiterung der Blütenachse, also die Entwicklung eines Diskus und die Ausgliederung von Diskuseffigurationen; c) schüssel- und becherförmige Gestaltung der Blütenachse mit perigynischer und epigynischer Insertion. Die Stufen der Perigynie und Epigynie werden in den verschiedenen Verwandtschaftskreisen und oft auch in einem und demselben Verwandtschaftskreise zu verschiedenen Malen erreicht; andererseits gibt es sowohl unter den *Archichlamydeae*, als auch unter den *Metachlamydeae* oder *Sympetalae* viele Familien, bei welchen namentlich die Epigynie konstant geworden ist, und diese werden wir, solange sich nicht ein innigerer Anschluß an Pflanzen mit flacher oder konvexer Achse nachweisen läßt, an das Ende der genannten Sippen stellen, wenn die Versenkung des Gynäzeums in die Blütenachse auch mit der Vereinigung der Carpelle zu einem unterständigen Fruchtknoten verbunden ist.

20. Progression von der Spiralstellung der Blütenphyllome zur Quirlstellung. Da es Sippen mit durchgehend spiraler Stellung der Laubblätter, andererseits solche mit durchgehend quirliger (inkl. dekussierter) Stellung derselben gibt, so haben wir, wie schon unter 16 angedeutet wurde, keinen Grund, die Spiralstellung stets als die primäre, die Quirlstellung stets als die sekundäre Stufe anzusehen. An und für sich sind beide Stellungen für die systematische Stufenfolge gleichwertig. Es werden aber in einem Formenkreis mit vorherrschend spiraler Stellung der Blätter an den Laubsprossen und ebensolcher an den Blütensprossen die verwandten Formen mit Quirlstellung der Blütenteile als weiter vorgeschritten anzusehen sein. Da ferner erfahrungsgemäß die quirlige Stellung der Blütenteile den Anstoß zu weiteren Komplikationen, vor allem zum konsoziierten Emporwachsen von Blütenteilen gibt, auch bei Quirlstellung Versenkung des Gynäzeums in die Achse, ferner Zygomorphie und Abort viel häufiger eintreten, als bei Spiralstellung, so ist die quirlige Stellung meist als eine vorgeschrittene Stufe anzusehen.

21. Progression in der Zahl der Glieder der einzelnen Formationen der Blüte. Blütentypen mit nicht fixierter und mit fixierter Quirlzahl. Bezüglich der Zahl der Glieder einer Blüte kann man, abgesehen von den später zu besprechenden Fällen im Andrözeum und Gynäzeum, kaum eine Stufenfolge aufstellen. Bei den Blüten mit spiraler Anordnung der Blütenteile ist die Zahl der Glieder in den einzelnen Formationen bei ein und derselben Art recht wechselnd, zum Teil gewiß von der Stoffzufuhr abhängig; aber auch in quirligen Blüten treten Verschiedenheiten in der Zahl der Glieder auf, welche für sich allein einen Fortschritt nicht bedeuten können. Wenn aus dem Samen eines dreigliedrigen *Lilium* ein solches mit zweigliedrigen Blüten, wenn ferner aus dem Samen einer viergliedrigen *Paris* eine solche mit 5- oder 7gliedrigen Blüten, aus dem Samen eines *Sempervivum* mit vielgliedrigen Blüten Pflanzen mit wenigergliedrigen Blüten hervorgehen, so kann hierbei von einer Progression nicht die Rede sein, solange bei den Nachkommen einer solchen Pflanze die Zahl der Glieder bald steigt, bald fällt. Wir haben daher auch keine Veranlassung, in Familien, bei denen Gattungen mit 2-, 3-, 4-, 5- und mehrgliedrigen

Blüten vorkommen, die eine höher als die andere zu stellen, solange die Quirle unter sich gleichzählig sind. Dasselbe gilt auch hinsichtlich der Zahl der Quirle einer Formation; es gibt mehrere Arten, bei denen die einzelnen Individuen in ihrer Blüte bald 2, bald 3, bald 4 Quirle von Staubb. oder Fruchtb. entwickeln, bei denen also bald die höhere, bald die geringere Zahl eine spätere Entwicklung repräsentiert. Aber es ist wohl zu beachten, daß diese Zahlenverhältnisse nur gleichgültig sind, solange sie schwankend sind. Ist erst in einem Typus die Zahl der Quirle eine beschränkte geworden, dann tritt eine Steigerung äußerst selten ein und ist gewöhnlich noch mit Umgestaltung der Blütenformationen verbunden. Somit kann man immer den Blütentypen mit nicht fixierter Quirlzahl diejenigen mit fixierter als weiter vorgeschritten gegenüberstellen; jedoch ist es nicht immer notwendig, daß der Typus mit beschränkter Quirlzahl sich aus einem Typus mit unbeschränkter Zahl entwickelt hat. Die Blüten mit fixierter Quirlzahl sind auch diejenigen, bei denen nicht bloß die Arbeitsteilung der einzelnen Quirle, sondern auch der Glieder eines Quirls am meisten vorschreitet.

22. Ableitung zygomorpher Blüten. Dafür, daß zygomorphe Blüten von aktinomorphen Blüten abzuleiten sind, finden sich so zahlreiche Belege, daß wir unbedenklich die Zygomorphie als eine Progression gegenüber der Aktinomorphie ansehen.

23. Progression in der Beschaffenheit der Blütenhülle, Achlamydie, Apetalie, Apopetalie, Apochlamydie. Unter den einzelnen Formationen der Blüte kommt zunächst die Blütenhülle in Betracht. Diejenigen Blüten, welche nur Sporangien tragende Blätter oder Sporophylle (d. h. nur Staubblätter und Fruchtblätter) besitzen, haben wir als auf der niedersten Stufe stehend anzusehen, sofern nicht irgendwelche triftige Gründe vorliegen, den Abort einer Blütenhülle anzunehmen. Jene typisch nackten Blüten heißen *achlamydeisch*. Als solche sind auch diejenigen zu bezeichnen, bei welchen Hochblätter in derselben Stellung wie an den vegetativen Sprossen den Schutz der jungen Sexualblätter übernehmen. — Eine zweite Stufe ist diejenige, bei welcher die Sexualblätter von Blattgebilden umhüllt sind, welchen entweder noch Vorblätter vorangehen, oder welche den Sexualblättern genähert und von dem Tragblatt durch ein Internodium getrennt sind, so daß sie mit den Sexualblättern zusammen ein Ganzes bilden. Sind gleichartige Blütenhüllblätter spiralig angeordnet oder ist nur ein Kreis von auf derselben Höhenstufe stehenden Hüllblättern vorhanden, so ist die Blüte *haplochlamydeisch*. Unter den Monokotyledoneen wie unter den Dikotyledoneen finden sich mehrere Familien, bei denen durchweg die Blütenhülle diese Beschaffenheit zeigt; außerordentlich groß ist die Zahl derjenigen Familien, von welchen noch einzelne Glieder diese niedere Ausbildung der Blütenhülle aufweisen. — Sind die äußeren Blätter einer spiraligen Blütenhülle anders beschaffen, als die inneren oder sind zwei oder mehr Kreise da, so nennt man sie *diplochlamydeisch*. Bei der ersten Kategorie und einem Teil der zweiten sind die Blätter der Hüllen gleichartig; sie sind in ihrer Ausbildung *brakteoid* oder *hochblattartig*, wenn die Blütenhüllblätter den Hochblattcharakter behalten haben, dagegen *petaloid*, *korollinisch*, wenn sie nicht mehr grün, sondern weiß sind oder andere Färbungen zeigen. Die *diplochlamydeischen* Blüten mit gleichartiger Ausbildung der Kreise nennen wir *homiochlamydeisch*, dagegen diejenigen mit verschiedenartiger Ausbildung der Kreise *heterochlamydeisch*. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß eine *heterochlamydeische* Blütenhülle auch dadurch entstanden sein kann, daß die äußeren Staubblätter einer *haplochlamydeischen* Blüte zu Blumenblättern wurden. Ferner sind bei vielen Familien mit 2- und 3gliedrigen Quirlen 2 + 2 oder 3 + 3 oder auch 2 + 3 gleichartige Blütenhüllblätter miteinander vereinigt, so daß eine solche aus 2 Quirlen bestehende *homiochlamydeische* Blüte *haplochlamydeisch* erscheint; sie ist aber als *homiochlamydeisch* daran zu erkennen, daß die alternierend an die Blütenhüllblätter (Tepala) sich anschließenden Staubblätter, ebenfalls in zwei zusammengezogenen Quirlen stehend, vor die ersteren zu stehen kommen; Tepalen und Staubblätter entwickeln sich hierbei oft miteinander gepaart. — Während bei einem Teil der Pflanzen die Blätter der Blütenhülle getrennt bleiben, sehen wir bei anderen dieselben vereint (konsoziiert) emporwachsen und ein *Symphylodium* bilden. Ziemlich selten tritt dieser Fall bei *haplochlamydeischen* brakteoiden Blütenhüllen ein, kommt aber doch vor; häufiger ist er bei *homiochlamydeischen* korollinischen und noch

häufiger bei heterochlamydeischen Blütenhüllen. Auch diese Stufe wird oft in einer und derselben Familie, z. B. bei den Liliaceen, zu verschiedenen Malen erreicht. — Während in den besprochenen Fällen ein morphologischer Fortschritt sich in der weiteren Ausbildung der Blütenhülle bemerkbar macht, gibt es andererseits auch Fälle, wo in derselben durch Reduktion Umgestaltungen herbeigeführt werden, welche ebenfalls als Progressionen anzusehen sind. Diese Fälle sind bei dem Versuch einer phylogenetischen Anordnung schwierig, da es nicht immer leicht ist, zu entscheiden, ob Reduktion oder eine der ersten Stufen der Blütenhüllbildung vorliegt. Einzelne Autoren neigen dazu, alle achlamydeischen oder haplochlamydeischen Blüten als reduzierte und nicht als ursprüngliche, primäre anzusehen; aber nur da, wo Übergangsglieder vorhanden sind, kann man sich für die eine oder andere Deutung entscheiden. Wenn die Blüten durch Reduktion ihre Blumenkrone verloren haben, so sind sie *apopetal*; haben sie ihre ganze Blütenhülle verloren, so heißen sie *apochlamydeisch*, im Gegensatz zu den achlamydeischen. Wenn aber typisch keine Kronenblätter in einer haplochlamydeischen Blüte vorhanden sind, ist die Blüte *apetal*. Im allgemeinen ist man früher in der Annahme von Abort der Kronenblätter oder der Blütenhülle viel zu weit gegangen. Es ist namentlich nicht zuzugeben, daß Familien mit durchweg windblütigen Pflanzen ohne Blütenhülle oder mit einfacher sich aus insektenblütigen mit einfacher oder doppelter Blütenhülle entwickelt hätten.

24. Progression der Zwitterblüten zu eingeschlechtlichen Blüten. Mit Ausnahme sehr weniger Fälle liegt bei den Angiospermen klar zutage, daß die Formen mit Zwitterblüten phylogenetisch älter sind als die sonst sich gleich verhaltenden mit eingeschlechtlichen Blüten. Diese Progression tritt unendlich oft ein und ist zur Gruppenbildung kaum zu verwerten.

25. Progression in der Entwicklung der Antheren. Periplasmodium. Progression vom zweikernigen zum dreikernigen Pollen. Sukzedane und simultane Tetradenbildung der Pollenmutterzellen. Bezüglich der Staubblätter ist zunächst klar, daß die der Gymnospermen mit nur auf der Unterseite entwickelten Mikrosporangien oder Pollensäcken den Sporophyllen der Pteridophyten näherstehen als die der Angiospermen, welche auf beiden Blattflächen an den vier Kanten oder nur auf der Oberseite Pollensäcke erzeugen. Progressionen in der Entwicklung der Antheren sind einmal die Fächerung derselben (Loranthaceen, *Rhizophora*), sodann die petaloide Ausbildung einzelner Staubblätter oder deren Umwandlung zu Nektar ausscheidenden Organen. Für mehrere Familien ist charakteristisch die Periplasmodiumbildung, die Bildung eines Syncythiums aus den Tapetenzellen der Antheren nach Auflösung der Tapetenzellwände während der Pollenentwicklung; das Einwandern in das Pollenfach erfolgt hierbei während der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen, so namentlich bei *Spathiflorae*, *Helobiae*, *Commelinaceae*. Sonst erfolgt die Entleerung der Tapetenzellen ohne vorhergehende Wandauflösung. Zwischen den männlichen Haploidgenerationen*) der Gymnospermen und Angiospermen treten folgende Unterschiede auf, die man vielfach zur Ableitung der Angiospermen von den Gymnospermen benutzt hat. Die Entwicklung der Pollentetraden aus der Pollenmutterzelle oder Mikrosporenmutterzelle erfolgt bei den

*) Bisher hat man bei der systematischen Anordnung der siphonogamen Embryophyten im wesentlichen nur die embryonale oder diploide Generation oder Phase, die kormophytische, Blüten und Früchte tragende Pflanze, die bis zur Erzeugung der Mikrosporen oder Pollenzellen und der Megasporen bzw. der Embryosäcke immer nur somatische Zellen mit der doppelten Zahl der Chromosomen bildet, berücksichtigt; auf die proembryonale oder haploide Generation oder Phase, das thalioide, ♂ oder ♀ Sexualzellen mit einfacher Chromosomenzahl erzeugende Gebilde, hat man weniger Rücksicht genommen, obwohl anzunehmen war, daß bei dieser Phase durch klimatische Einflüsse weniger Änderungen hervorgerufen werden als bei der mehr exponierten diploiden Generation. Es liegt dies daran, daß von der diploiden Generation leicht eine größere Anzahl Arten einer Familie ohne große Vorbereitungen untersucht werden kann, während für die Untersuchung der haploiden Generation, besonders der in der Samenanlage versteckten ♀, umständliche Manipulationen notwendig sind. Da also naturgemäß für die haploiden Generationen noch verhältnismäßig wenig Untersuchungen vorliegen, darf man die Resultate derselben noch nicht verallgemeinern, sondern man muß sich damit begnügen, in ihnen die ersten Anfänge weiter auszudehnender Untersuchungen zu sehen.

Cycadales nach dem sukzedanen Typus der Wandbildung (2 Tochterzellen, daraus 4 Einzelzellen), der als der ursprünglichere angesehen wird; bei allen übrigen Gymnospermen simultan (Erzeugung von 4 Zellkernen, um welche durch Neuanlage der Phragmoplasten gleichzeitig die Trennungswände gebildet werden). Das Prothallium der männlichen Haploidgeneration der Gymnospermen ist auf der am weitesten entwickelten Stufe mit zwei vegetativen Zellen, einer Stielzelle des Antheridiums und der zwei Spermatozoiden (*Cycas*, *Ginkgo*) oder zwei Spermakerne erzeugenden Antheridiummutterzelle versehen. Als Abweichungen, von denen es teilweise zweifelhaft ist, ob sie als Progressionen und nicht vielmehr als ursprüngliche Verschiedenheiten anzusehen sind, treten auf sekundäre Vermehrung der ♂ Prothalliumzellen (*Podocarpaceae*, *Araucariaceae*), nur Erzeugung von zwei Spermazellen (*Taxaceae*), keine Stielzelle bei *Welwitschia*. — Die männliche Haploidgeneration der Angiospermen bietet folgende für die Systematik wertvollen Merkmale. Die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen ist sukzedan (fast ausschließlich bei Monokotylen, sowie bei einigen *Ranales*, z. B. *Ceratophyllum* und *Magnoliaceae*) oder simultan (zumeist bei Dikotylen und bei *Orchidaceae*, *Principes*, *Juncaceae*, *Taccaceae*, *Dioscoreaceae*, *Iridaceae* und *Musaceae*). Die Zellen des Tetradenpollens sind bei vielen Familien konstant vereint, bei den *Orchidaceen* und *Asclepiadaceen* zu Pollengruppen, Pollinien und Massulis verbunden. Dyaden (zweizellige Pollen) sind charakteristisch für die *Podostemonaceae*. Nur eine Mikrospore liefert die Mikrosporenmutterzelle bei den *Cyperaceae*, während drei degenerieren. Der Pollen der Angiospermen ist bei den meisten Familien vor der Keimung zweikernig; aber bei einzelnen größeren Familien und sogar Reihen von Familien (z. B. den *Helobiales*, *Glumiflorae* und *Geraniales*) teilt sich die generative Zelle bereits vor der Keimung des Pollenschlauchs, so daß der reife Pollen dreikernig wird. Es ist dies eine beachtenswerte Progression, die aber auch bei einzelnen der in Frage kommenden Familien noch nicht durchweg eingetreten ist. Wenn sich in einzelnen Fällen das ♂ Prothallium oder der Pollenschlauch im Nucellus verzweigt oder vom Chalazaaende der Samenanlage zum Embryosack vordringt, wenn bei einzelnen Potamogetonaceen der Pollen schon in der Anthere sich fadenförmig entwickelt, so sind auch dies Progressionen; aber da sie durch bestimmte äußere Bedingungen oder die Beschaffenheit anderer Organe bewirkte Organisations-(Anpassungs-)Erscheinungen sind, haben sie keinen hohen systematischen Wert.

26. Progression in der Ausbildung des Andrözeums. Für den Komplex der Staubblätter oder das Andrözeum gilt ferner dasselbe, was unter 20 über die Blüte im allgemeinen und unter 21 über die Blütenblätter gesagt wurde. Unter sonst gleichen Verhältnissen ist die zyklische Anordnung als eine Progression gegenüber der spiraligen anzusehen, ebenso die zygomorphe Ausbildung und der damit verbundene Abort einzelner Glieder gegenüber der aktinomorphen, die Konsoziation in mehrere oder in ein Bündel gegenüber der freien Stellung. Desgleichen ist die Stellung oder die Entwicklung von zwei bis mehr Staubblättern an Stelle eines einzigen als eine Progression anzusehen. Was dagegen die Zahl der Staubblattquirle anbetrifft, so scheint kein Grund vorhanden zu sein, weshalb Formen mit drei und mehr Quirlen phylogenetisch älter sein sollen als solche mit zwei oder nur einem Quirl, wenn nicht gerade z. B. Formen mit einem Staubblattquirl auch Staminodien besitzen, welche deutlich erkennen lassen, daß bei den Vorfahren noch weitere Staubblattquirle vorhanden waren, oder wenn, wie bei den *Iridaceen*, die Stellungsverhältnisse des einen Staubblattkreises und bisweilen auftretende Rückschlagsbildungen dartun, daß ein Staubblattkreis nicht zur Ausgliederung gelangt ist. Blüten, die nur ein einziges Staubblatt enthalten, lassen in den meisten Fällen sich als äußerst reduzierte nachweisen. Dieselben Stufen, welche bei den Staubblättern unterschieden werden, kommen auch bei den Staminodien vor.

27. Wesentliche Progression der Angiospermen gegenüber den Gymnospermen in der Ausbildung einer Narbe. Die Fruchtblätter sind bei den Gymnospermen noch ohne empfängnisfähige Narbe; sie sind bei einem Teil derselben ausgebreitet und schließen erst bei den *Gnetaceen* zu einem oben offenen Gehäuse zusammen. Eine wesentliche Progression erfolgt bei den Angiospermen durch Entwicklung einer Narbe; hierdurch werden jene auch von den sich ihnen mehr als die *Cycadaceen* und *Coniferen* nähernden *Gnetaceen* scharf gesondert.

28. Progression in der Entwicklung des Gynäzeums von der Apokarpie zur Synkarpie. Gynäzeum mit ursprünglich einer Samenanlage. Progression der Gynäzeen mit mehreren Samenanlagen zu solchen mit einer. Das Gynäzeum oder der Komplex der Fruchtblätter zeigt ähnliche Stufen wie das Androeum. Die erste Stufe mit freien Carpellen (Apokarpie) ist besonders häufig bei Spiralstellung der Carp.; eine Vereinigung der Carp. untereinander tritt bei dieser Blattstellung verhältnismäßig selten ein (z. B. *Liriodendron*, *Anonaceae*). Freie oder nur wenig vereinte Carp. sind aber auch bei quirliger Anordnung nicht selten. In sehr vielen Familien, bei denen vorzugsweise Synkarpie herrscht, finden sich doch noch einzelne Gattungen mit apokarpem Gynäzeum; dies gibt bisweilen Anlaß, Familien von den Ranales abzuleiten, die im übrigen nichts mit denselben zu schaffen haben. Nicht selten finden sich auch Formen, welche, mit einem fertilen Carp. und einigen sterilen ausgestattet, den Übergang zu wiederum auf einer höheren Stufe stehenden Gattungen mit nur einem einzigen freien Carp. vermitteln. Da die Blüten mit den Carp. abschließen, so sind diese bei quirliger Stellung einander immer so genähert, daß naturgemäß Synkarpie leicht eintreten kann. Der Apokarpie kommt diejenige Synkarpie am nächsten, bei welcher das Gynäzeum so viel Fächer enthält, als Carp. an der Bildung des Gynäzeums beteiligt sind. Eine weitere Progression tritt ein, wenn in dem synkarpen Gynäzeum einzelne oder mehrere Fächer steril werden und schließlich nur noch ein einziges Samenanlagen enthält, während Griffel und Narben der Zahl der im Gynäzeum vereinigten Carp. entsprechen. Dem gefächerten synkarpen Gynäzeum mit zentralwinkelständigen Plazenten steht das einfächerige synkarpe Gynäzeum mit parietalen Plazenten gegenüber. Wenn in einem Verwandtschaftskreise nur parietale Plazentation beobachtet wird, so ist es nicht gerade nötig, anzunehmen, daß diese Entwicklung des Gynäzeums als Progression aus dem gefächerten Gynäzeum hervorgegangen sei; denn sobald Synkarpie eintrat, konnte der eine der beiden Fälle, gefächertes Gynäzeum oder ungefächertes Gynäzeum, entstehen, je nachdem die Fruchtblattränder sich mehr oder weniger weit nach innen krümmten. Dagegen steht offenbar in sehr vielen Fällen das einfächerige Gynäzeum mit grundständiger, freier, zentraler Plazenta zum gefächerten Gynäzeum in naher Beziehung, da in mehreren derartigen Fällen am Grunde des Fruchtknotens die Fruchtblattränder noch Scheidewände bilden, während in der oberen Region des Fruchtknotens die Carpellränder ohne Einwärtskrümmung verbunden sind. Ein in manchen Verwandtschaftskreisen auftretender Fortschritt ist der, daß die das Gynäzeum zusammensetzenden Carp. sich entweder vom Rücken her zwischen den Samenanlagen einfallen oder daß im Innern zwischen ihnen durch Wucherung der Fruchtknotenwandung sog. falsche Scheidewände gebildet werden. — Im Gynäzeum macht sich häufig bei nahe verwandten Formen unter sonst gleichen Verhältnissen in der Zahl der Samenanlagen eine Verschiedenheit geltend. Während bei den einen die Samenanlagen in unbestimmter Anzahl an beiden Carpellrändern auftreten, sehen wir, daß bei anderen die Zahl der Samenanlagen begrenzt ist und bei noch anderen nur eine einzige auftritt. Es gibt auch Gattungen, bei welchen die Carp. derselben Blüte sich in dieser Beziehung verschieden verhalten. Wenn in einem Verwandtschaftskreise sich stets nur eine Samenanlage findet, so ist kein zwingender Grund für die Annahme vorhanden, daß die Vorfahren an ihren Carp. mehrere Samenanlagen entwickelt hätten. Wenn aber in einem Verwandtschaftskreis Formen auftreten, bei denen ein Teil der vorhandenen Samenanlagen nicht zur Samenreife gelangt, und andererseits auch Formen mit nur einer Samenanlage existieren, so sind die letzteren als vorgeschrittene Bildungen anzusehen. Der Umstand, daß in vielen Fällen trotz der Entwicklung einer größeren Anzahl von Samenanlagen nur wenige oder nur eine im Carp. oder im ganzen Gynäzeum zur Samenreife gelangt, beweist, daß, wenn ausreichend Pollen auf die Narbe gelangt, einzelne Samenanlagen für die Befruchtung ungünstig gelegen sind; es wird also bei der Produktion der Samenanlagen unnütz Material verbraucht, und es ist als ein Fortschritt anzusehen, wenn nur eine für die Befruchtung günstig gelegene Samenanlage entwickelt wird, die auch zum Samen reift.

29. Wert der Beschaffenheit der Samenanlage für die Systematik. Progression von eusporangiaten Samenanlagen zu leptosporangiaten; von orthotropen zu anatropen, kamptotropen und kampylotropen. Embryosäcke, welche dem Pollenschlauch entgegenwachsen. Bezüglich der Samenanlage selbst ist anzunehmen, daß ein Teil der nur Samenanlagen mit einem Integument besitzenden Pflanzen [Gymnospermen und mehrere Diko-

tyledoneen (s. weiter unten unter 2)] eine phylogenetisch ältere Stufe darstellt als die zwei Integumente besitzenden; es ist aber andererseits auch wahrscheinlich, daß bei vielen Angiospermen die Formen mit nur einem oder ohne jedes Integument in dieser Beziehung eine Reduktion erfahren haben. So besitzt *Peperomia* monochlamydee Samenanlagen im Gegensatz zu *Piper* mit dichlamydeen. Eine Entscheidung kann nur da getroffen werden, wo nahe verwandte Formen sich hinsichtlich der Integumente verschieden verhalten. Die Beschaffenheit der Samenanlagen erweist sich in manchen Familien von großer Konstanz, in anderen (*Ranunculaceae*) von großer Verschiedenheit. Van Tieghem und Warming haben nach der Beschaffenheit des Nucellus und der Zahl der Integumente Typen unterschieden. Hier seien die Warmingschen Bezeichnungen beibehalten. 1. Eusporangiate monochlamydee Samenanlage der Gymnospermen mit dickem Nucellus und dickem von Gefäßbündeln durchsetztem Integument, jedenfalls sehr primitiver Typus, von denen der Angiospermen verschieden. 2. Eusporangiate monochlamydee Samenanlage der Angiospermen, mit dickem Nucellus und einem dicken Integument, bei mehreren apetalen, als alt angenommenen Angiospermen (*Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Betulaceae*, *Lauraceae*). 3. Eusporangiate dichlamydee Samenanlage mit dickem Nucellus (oft mehrzelligem Archespor) und 2 oft dünnen Integumenten (die meisten Monokotylen und zahlreiche choripetale, sowie einzelne nacktblütige Dikotylen). 4. Leptosporangiate monochlamydee Samenanlage mit dünnem Nucellus und einem dicken oder dünnen Integument (*Sapotaceae* und viele *Sympetalae* mit einem dicken Integument, *Rafflesiaceae* mit einem dünnen Integument). 5. Leptosporangiate dichlamydee Samenanlage, mit dünnem Nucellus und 2 Integumenten, von denen wenigstens eines dünn ist, wenn nicht beide. Diese Samenanlagen sind als Ausnahmen von den Typen 3 und 4 anzusehen, so *Primulaceae* und *Ebenaceae*. Ferner gehören hierher *Orchidaceae*, *Droseraceae*, *Begoniaceae*, *Parnassia*. Warming sieht den Typus 4 als abgeleitet von 2 oder 3 an. Im allgemeinen kann man sagen, daß bei den Monokotyledoneen und bei den Archichlamydeen Samenanlagen mit zwei Integumenten vorherrschen, bei den Metachlamydeen oder Sympetalen dagegen solche mit einem Integument. Aber es ist zu beachten, daß in einem Verwandtschaftskreis Progressionen von einem Typus zum andern vorkommen. Wichtiger als das Verhalten der Integumente ist für die systematische Anordnung die Entwicklung des Nucellus. Bei den noch echte Spermatozoiden erzeugenden *Cycadales* und *Ginkgoales* wird die dicke, die Megaspore oder den Embryosack bedeckende Gewebeschicht am Scheitel schleimig und gewährt ein gutes Substrat für die Keimung der Mikrosporen, sowie für die Bewegung der Spermatozoiden zu den Eizellen. Ein Fortschritt zeigt sich bei den übrigen Gymnospermen darin, daß der Pollenschlauch das Scheitelgewebe des Nucellus durchbohrt und bis zur Eizelle vordringt. Bei den Angiospermen aber sehen wir einen weiteren Fortschritt in der Entwicklung einer empfängnisfähigen Narbe und in der Entwicklung der Papillen im Griffelkanal und Ovarium, welche dem vorwärts wachsenden Pollenschlauch den Weg zur Samenanlage und dem am Scheitel ihres Nucellus gelegenen Sexualapparat erleichtern. Bei einigen Familien der *Santalales* (*Santalaceen* und *Loranthaceen*) zeigt der Embryosack oder die Makrospore ein eigenartiges Verhalten darin, daß sie dem Pollenschlauch entgegenwächst; es ist dies sehr beachtenswert und für die Charakteristik dieser Familien von Wichtigkeit; aber ein Merkmal von höherem systematischem Wert ist es doch nicht, da ähnliches auch bei der *Scrophulariaceae* *Torenia asiatica* vorkommt. Apogamie und somatische Parthenogenesis sind gelegentlich auftretende Progressionen ohne systematische Bedeutung, doch sind sie von Interesse, weil sie viel häufiger auftreten, als man früher angenommen hatte, und zeigen, daß, wenn alle diese Fälle von Samenproduktion ohne vorangegangene Bestäubung und Befruchtung zu Linnés Zeiten bekannt gewesen wären, die Gegner der Lehre von der Sexualität der Pflanzen mit denselben ihre falsche Anschauung hätten stützen können und trotzdem Unrecht gehabt hätten. Es werden bei der Schilderung der einzelnen Familien solche Ausnahmeerscheinungen, wie auch die in der Entwicklung der Embryosäcke, hervorgehoben. Hinsichtlich der Form der Samenanlage ist die geradläufige (atrope oder orthotrope) als die ursprüngliche, die umgewendete (anatropo und kampylotrope) als spätere Bildung anzusehen.

30. Die ♀ Haploidgeneration der Gymnospermen und Angiospermen im Gegensatz zu der der heterosporen Pteridophyten. Gegensatz zwischen der ♀ Haploidgeneration der Gymno-

spermen und der der Angiospermen. Progression vom vielzelligen Archespor zum einzelligen. Abweichungen vom typischen 8kernigen Embryosack zwar für einzelne Gattungen und Familien charakteristisch, aber nicht zur Charakterisierung von Familiengruppen geeignet. Progression durch Vermehrung der Antipodenzellen. So wie die ♂ Haploidgeneration der Gymnospermen und Angiospermen verdient auch deren ♀ Haploidgeneration Berücksichtigung bei der systematischen Anordnung der Familien und Gattungen. Während die Homologie der Pollenkörner der siphonogamen Embryophyten mit den Mikrosporen der heterosporen Pteridophyten in Entstehung und Entwicklung deutlich hervortritt, stößt der Vergleich der Megasporen heterosporer Pteridophyten (= asiphonogamer Embryophyten) und siphonogamer Embryophyten auf auffallende Unterschiede. Die Megasporen der heterosporen Pteridophyten werden in den Sporangien frei wie die Mikrosporen, und keimen erst, nachdem sie aus denselben entlassen sind. Hingegen entsteht die Megasporenmutterzelle der siphonogamen Embryophyten in einem mehr- oder vielzelligen Gewebekörper, dem meist von 1–2 Wucherungen des Fruchtblattes, den Integumenten, umschlossenen Nucellus. Nachdem in dem jungen Nucellus eine Archesporzelle oder mehrere solche im hypodermalen Gewebe entstanden sind, werden dieselben oft durch die vom Archespor nach außen abgegebenen Schichtzellen und die vom Hypoderm nach innen abgegebenen in den unteren Teil des Nucellus versenkt. Selten werden mehrere Archesporzellen zu Megasporenmutterzellen, meist nur eine, die eine Tetrade von Megasporenanlagen erzeugt, von denen meist nur eine, in der Regel die unterste, sich zur Megaspore entwickelt und die anderen verdrängt. Auch kann die Megasporenmutterzelle direkt zur Megaspore werden; dann erfolgt die Reduktionsteilung, welche sonst bei der Tetradenteilung stattfindet, erst bei der Keimung. Die keimende haploide Megaspore wird zum Embryosack, und nun ist das weitere Verhalten der Haploidgeneration bei Gymnospermen und Angiospermen recht verschieden.

Die ♀ Haploidgeneration der Gymnospermen*) erzeugt im Embryosack ein vielzelliges Prothallium, das bei *Microcycas* an allen Seiten zahlreiche Archegonien, bei den anderen Cycadaceen am Mikropylende 10–1, bei den Taxaceen 10–1, bei der Araucariacee *Agathis australis* 15–9, bei den Abieteen 7–1, meist 2, bei den Taxodiaceen zahlreiche bis 5, bei den Cupressaceen zahlreiche bis 4, bei *Callitris cupressoides* 100–30, bei der Gnetacee *Ephedra distachya* 8–5 Archegonien bildet, also in mehreren Gruppen eine Tendenz zur Verminderung einer ursprünglich hohen Zahl von Archegonien erkennen läßt. Die Archegonien sind verschieden in der Größe der Eizellen und in der Zahl der Halszellen, deren meist 2–4, aber auch mehr in 2–3 Stockwerken vorhanden sind. Diese Verschiedenheiten scheinen brauchbar zur Unterscheidung der Gattungen bei den Coniferen. Bei den *Welwitschiaceae* und *Gnetaceae* tritt im Gegensatz zu *Ephedra* stärkere Abweichung vom Verhalten der Coniferen hervor, bei *Welwitschia* (*Tumboa*) Teilung des Prothalliums in ein steriles basales und ein fertiles mikropylares mit langen schlauchförmigen Archegonien, welche den Pollenschläuchen entgegenwachsen, und bei *Gnetum* auch ein basales Prothallium, dessen Zellen vielkernig sind.

Bei der Entwicklung der ♀ Haploidgeneration der Angiospermen sind zunächst zu beachten Verschiedenheiten im Archespor. Zweifelsohne ist der primäre Typus das vielzellige Archespor, welches bei den *Verticillatae*, den *Salicales*, *Juglandales*, *Fagales*, manchen *Ranales*, vielen *Rosales*, bei einzelnen *Umbelliferae* und *Compositae*, sowie auch innerhalb der Gattung *Euphorbia* vorkommt. Bei der Mehrzahl der Angiospermen ist das einzellige Archespor herrschend geworden. Für gewöhnlich wird, auch bei mehrzelligem Archespor, eine Zelle desselben zur Megasporenmutterzelle, welche sich in 4 Tochterzellen (Mega- oder Makrosporen) teilt, von denen gewöhnlich die innerste zum Embryosack wird, bei den *Oenotheraceae* aber die äußerste. Wenn die Zellwandbildung bei der Tetradenteilung der Megasporenmutterzelle unterbleibt, so wird diese direkt zum Embryosack (*Lilium*-Typus), so auch bei den mit vielzelligem Archespor versehenen *Euphorbia*-Arten.

Ferner kann diese Reduktionerscheinung sich nur auf die homöotypische Teilung erstrecken, und es entstehen dann zweikernige Zellen, von denen gewöhnlich die äußerste bereits den zweikernigen Embryosack darstellt, so bei *Paris*, *Allium*, *Scilla* (drei Gattungen derselben Familie, aber nicht sehr nahe verwandt). Findet die homöotypische Teilung

*) Der Inhalt dieses Absatzes ist ausführlich in Bd. XIII behandelt.

nur in der nach innen gelegenen Zelle statt, so ist die obere Tochterzelle einkernig, die untere zweikernig, so bei *Trillium* und den *Podostemonaceae*. Es empfiehlt sich, für systematische Studien den angiospermen Embryosack als einen morphologischen Komplex zu betrachten, doch muß man immer über eine größere Zahl von Untersuchungen verfügen können und sich nicht mit wenigen Ausnahmerecheinungen begnügen. Der 8kernige Embryosack mit der mikropylaren und chalazalen Kerngruppe kann wohl unbedenklich als der ursprünglichste Typus angesehen werden, von dem sich verschiedene auffallende Abweichungen ableiten lassen. So zeigt es sich, daß die 16kernigen Embryosäcke entweder 2sporig oder 4sporig sind. Unter den *Piperaceae* zeigt *Peperomia* eine regelmäßige Entwicklung von 4 Megasporen und eine regelmäßige Reduktion in der Zahl der von jeder Megaspore erzeugten Kerne. Dieselben Neigungen treten gelegentlich bei *Piper* auf. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint das bei *Euphorbiaceae* beobachtete Auftreten von 16-, 8-, 7-, 5-, 4kernigen Embryosäcken jeder Verbindung zu entbehren, doch sind sie eng verwandt, nur die chalazale Kerngruppe ist einem Reduktionsprozeß ausgesetzt, der bis zur völligen Unterdrückung gehen kann; bei den 16kernigen Säcken ist dieser Prozeß mit der Entwicklung aller 4 Megasporen vereint. Ebenso ist es bei den *Penaeaceae*. Auch bei den *Oenotheraceae* tritt dieselbe Reduktion ein; aber außerdem besitzen sie nur eine Makrospore. Bei den Monokotyledonen herrscht eine große Mannigfaltigkeit von Reduktionsprozessen, in der Zahl der Megasporen, der mikropylaren und der chalazalen Kerne; bei den Orchidaceen machen sich diese verschiedenen Entwicklungsrichtungen in derselben Familie geltend, indem bei der einen Art die mikropylare Gruppe normal ist, die chalazale reduziert wird, während bei anderen am Mikropylarende niemals das 4kernige Stadium erreicht wird. Die Reduktionsprozesse, durch welche Megasporenbildung, mikropylare und chalazale Kernentwicklung gelegentlich betroffen werden, lassen sich auf zwei Ursachen zurückführen, auf die Abkürzung der Geschlechts-generation und gewöhnliche Verkümmern und Unterdrückung nicht funktionierender Gewebe. Aus diesen Ausführungen ergibt sich, daß diese Abweichungen zur Charakterisierung von Familiengruppen oder Reihen nicht verwendet werden können, wohl aber mitunter bei einzelnen Familien (*Penaeaceae*, *Oenotheraceae*) konstant zu sein scheinen. Es wird von erweiterten Untersuchungen abhängen, ob die neuen Familiencharaktere so konstant sind, daß sie für Monophylie einer Familie sprechen. In vielen anderen Fällen ist es klar, daß die Abweichungen geringen oder gar keinen systematischen Wert haben, geradeso wie viele Merkmale der diploiden Generation (Hypogynie und Epigynie, Sympetalie, Monadelphie, Zygomorphie, Atropie der Ovula usw.) in der einen Familie einen hohen, in der anderen einen niederen systematischen Wert haben.

Progression tritt auch häufig ein durch Vermehrung der dem rudimentären Prothallium angehörigen Antipoden, wie sie besonders stark bei den *Pandanales*, *Gramineae* und *Compositae* auftritt.

31. Progression in der Entwicklung des Endosperms und der Suspensorhaustorien.

Nach der Befruchtung der Eizelle beginnt mit der Ausbildung des Suspensors und des Embryos, sowie der des Endosperms wieder die Bildung diploider bzw. triploider Kerne. Während die Antipoden, welche dem primären Stadium des Prothalliums angehören, haploid sind, sind die Kerne des Endosperms, welche theoretisch das Prothallium vervollständigen, normalerweise triploid.

Das Endosperm wird entweder nukleär angelegt, mit später einsetzender simultaner Zellwandung (am häufigsten bei den meisten Monokotyledonen, den meisten Archichlamydeen und mehreren Sympetalen), oder zellulär, indem auf jede Kernteilung sofort eine Zellteilung erfolgt (seltener). Wahrscheinlich ist das nukleäre Endosperm der primitive Typus, das zelluläre der vorgeschrittene Typus. Während bei einzelnen Familien nur der eine Typus vorkommt, gibt es auch solche, bei denen beide Typen auftreten, es sind sogar in einzelnen Gattungen außer den beiden Haupttypen auch intermediäre anzutreffen. Als progressives Merkmal kann auch angesehen werden, daß bei einigen Familien der Angiospermen eine Teilung des sekundären Embryosackkernes ganz unterbleibt und kein Endosperm gebildet wird, so bei fast allen Orchidaceen und bei den *Podostemonaceae*.

Namentlich bei vielen Familien der Monokotylen, aber auch bei einigen Dikotylen (*Crassulaceen*, *Saxifragaceen* und *Linum*) wird im Endosperm ein sogenannter Basal-

apparat unterschieden, der dadurch zustande kommt, daß bei der ersten Teilung des Endospermkerns eine Zelle oberhalb der Antipoden abgegrenzt wird. (Wird auch als *Helobiae*-Typus des Endosperms bezeichnet.) Gewöhnlich dringt der an der Mikropyle am breitesten entwickelte Embryosack bis zur Chalaza vor, doch bleibt in der chalazalen Hälfte gewöhnlich ein Teil des Nucellus erhalten.

Von großer systematischer Bedeutung ist die Beschaffenheit und der Inhalt der Endospermzellen (siehe *Farinosae* und *Liliiflorae*, unter den Dikotyledoneen die *Parietales*). Hier handelt es sich um Blutsverwandtschaft, wenn auch morphologische Übereinstimmungen hinzukommen.

Ferner ist zu beachten, ob das Endosperm Haustorienbildungen aufweist, wie sie namentlich bei den Scrophulariaceen und den mit ihnen verwandten Familien schon seit langer Zeit bekannt sind. Hier haben wir es mit einer Progression zu tun, welche sich bei weiterer Prüfung der noch nicht untersuchten Gattungen vielleicht von größerem systematischem Wert erwiesen wird.

Phylogenetisch ist es als ein Fortschritt zu bezeichnen, wenn das Nährgewebe, sei es Endosperm oder Perisperm, von dem Keimling im Samen aufgezehrt wird und der Keimling nach Sprengung der Samenschale sofort selbständig wird. Je weiter ferner die Blattentwicklung der Plumula im Samen gediehen ist, desto weiter ist die Pflanze vorge-schritten.

Beachtung verdienen auch die Suspensorhaustorien, welche gewöhnlich durch starke Vergrößerung der untersten Zelle des Suspensors oder Embryoträgers zustande kommen. Sie finden sich bei den *Helobiae* und *Orchidaceae*, bei den *Podostemoneae*, *Hydrostachyaceae*, *Saxifraga*, *Crassulaceae*, *Linaceae*, *Oxalidaceae*, *Geraniaceae*, *Tropaeolaceae*, *Callitrichaceae*.

32. Progression in der Fruchtbildung nur selten zur Charakterisierung größerer Gruppen geeignet. Die außerordentliche Mannigfaltigkeit in der Fruchtbildung bietet häufig ein wertvolles Hilfsmittel zur Unterscheidung von Gruppen und Gattungen; aber nur bei den oft sehr klar erkennbaren Reduktionserscheinungen hat man ein Recht, die eine oder die andere Fruchtart, Kapsel, Nuß, Beere, Steinfrucht höher als eine andere zu stellen, denn jede dieser Fruchtformen erweist sich unter Umständen als vorteilhaft für die Erhaltung der Art. Bei jeder der einzelnen Fruchtformen kann man leicht Steigerungen einzelner Eigenschaften nachweisen, die für die Verbreitung und den Schutz der Samen von Vorteil sind; jedoch kehren die Progressionen so oft wieder, daß sie bei der Charakterisierung größerer Gruppen nur selten verwendet werden können.

33. Arillarbildung eine Progression. Was von dem Perikarp der Früchte gilt, gilt auch von den Samenschalen. Dagegen ist als eine Progression die Entwicklung von Arillarbildungen aufzufassen, weil damit eine neue Eigenschaft auftritt, die vielen Pflanzen vorher abgegangen ist.

34. Progression von der Dikotyledonie zur Nothomonokotyledonie und Akotyledonie. Beim Keimling (Embryo) selbst müssen typische Monokotyledonie (Eumonokotyledonie) und typische Dikotyledonie als gleichwertig angesehen werden; die eine ist nicht ohne weiteres von der anderen abzuleiten. Dagegen sind in sonst zweikeimblättrigen Familien die knolligen Arten (Nothomonokotyledoneen*), welche nur ein Keimblatt entwickeln (z. B. *Corydalis cava*, *Bunium bulbocastanum*), jüngere und vorgeschrittenere Bildungen, desgleichen die parasitären Formen, welche gar keine Keimblätter ausbilden. Es wird zwar jetzt von besonders eifrigen botanischen Phylogenetikern, namentlich solchen, welche sich von der Annahme eines monophyletischen Stammbaumes der Angiospermen nicht trennen können, ziemlich allgemein die Anschauung vertreten, daß die Monokotyledonie von Dikotyledonie abzuleiten sei, somit eine Progression darstelle und daß demzufolge die Monokotyledoneen im System auf die Dikotyledoneen zu folgen hätten. Daß aus ursprünglichen Monokotyledoneen durch Spaltung des Keimblattes Dikotyledoneen entstanden seien und aus diesem Grunde im System auf die Monokotyledoneen zu folgen hätten, kann ich nicht für richtig halten. Wohl aber halte ich es für wahrschein-

*) Die Bezeichnung Nothomonokotyledoneen (unechte Monokotyledoneen) dürfte der Bezeichnung Pseudomonokotyledoneen vorzuziehen sein.

lich, daß die echten Monokotyledoneen ursprünglich als solche mit terminalem Keimblatt von Proangiospermen neben den dikotyledonen Angiospermen abstammen.

35. Verschiedene Kombinationen von Progressionen erschweren die systematische Anordnung. Aus der vorausgegangenen Besprechung ergibt sich, daß bis zu einem gewissen Grade in der verschiedenen Ausbildung der Blüten, Früchte und Samen eine Stufenfolge existiert, welche der phylogenetischen Entwicklung entspricht. Das eingehendere Studium der Gattungen größerer Pflanzenfamilien zeigt aber, daß diese häufig nach verschiedenen Richtungen hin vorgeschritten sind, daß ferner eine Gattung nach der einen Richtung vorschreiten, in anderen Merkmalen aber auf niedriger Stufe verharren kann, daß endlich eine und dieselbe Progression zu wiederholten Malen in verschiedenen engeren Formenkreisen eintreten konnte. So entstehen verschiedene Kombinationen von Progressionen, welche die Anordnung oft erschweren. Bei dem leicht erklärlichen Streben, innerhalb einer Familie die Abstammungsfolge der Gattungen festzustellen, wird sehr oft übersehen, daß ein weitverbreiteter Typus in verschiedenen Gebieten in verschiedener Weise variieren kann und daß die möglichen Abänderungen in mannigfacher Weise kombiniert sein können. Die Aufgabe der heutigen auf breiterer Grundlage beruhenden Systematik ist es, diejenigen Eigenschaften, welche sich trotz der mannigfachen Progressionen erhalten haben, aufzufinden. Diese Eigenschaften sind nicht selten anatomische; ferner geben namentlich die Stellung der Samenanlagen und die Ausbildung des Embryos Anhaltspunkte. Es ist jedoch oft, namentlich bei ausländischen Pflanzen, äußerst schwierig, Untersuchungsmaterial zu erhalten, welches gerade die für die Bestimmung der systematischen Stellung wichtigen Pflanzenteile darbietet. Die systematische Gliederung großer Familien muß aber wenigstens die Hauptrichtungen erkennen lassen, in welchen sich die Familie entwickelt hat. Aus diesem Grunde habe ich auch in den letzten Auflagen meines Syllabus bei einzelnen Familien die Reihenfolge der Unterfamilien oder Gruppen etwas anders gefaßt, als die Autoren in der ersten Auflage der natürlichen Pflanzenfamilien getan haben.

36. Die lineare Anordnung entspricht nur teilweise der Entwicklung eines Typus. Die in Unterreihen zusammengefaßten Familien stehen meist zueinander in einem wahrscheinlich natürlichen (genetischen) Verwandtschaftsverhältnis; die Zusammenfassung zu Reihen dient mehr dem Zweck der Übersichtlichkeit. Wenn schon innerhalb einer Familie die Kombination der Progressionen und die Wiederholung derselben Progressionen datur, daß die lineare Anordnung nur teilweise der Entwicklung eines Typus entspricht, da dessen Glieder an verschiedenen Stellen der Erde oder auch in demselben Gebiet nach verschiedenen Richtungen hin sich verändert haben, so ist dasselbe noch mehr innerhalb der Familienreihen der Fall. Es können bei der einen Familie die weitestgehenden Progressionen nach einer Richtung hin stattgefunden haben, während bei einer phylogenetisch nahe verwandten mit ziemlich gleicher Ausgangsstufe die Progressionen sich nach einer ganz anderen Richtung bewegten. Für die Zusammengehörigkeit der Familien zu einer Reihe kommen namentlich diese Ausgangsstufen in Betracht, so z. B. bei den Ranales, den Rosales und den Parietales. Es ist auch wohl zu beachten, daß vorzugsweise die innerhalb der Reihen von mir unterschiedenen Unterreihen engere, natürliche Verwandtschaftskreise darstellen.

37. Sympetalie vereinzelt auch bei Archichlamydeen. Eusympetalen zum großen Teil mit monochlamydeen Samenanlagen. Hinsichtlich der Zusammenfassung der Reihen zu größeren Abteilungen kann man nicht verkennen, daß bei den einen Progressionen in der Entwicklung der Blütenhülle entweder ganz unterblieben oder daß wenigstens höhere Stufen nicht erreicht wurden, daß dagegen bei anderen die Entwicklung der Blütenhülle zu den höchsten Stufen vorschritt. Man hat vermutet, daß der Ursprung derjenigen Dikotyledoneen, welche wir als *Sympetalae* bezeichnen, nicht ein gemeinsamer sei, sondern daß sie sich an verschiedene Reihen der in diesem Werk als archichlamydeische Dikotyledoneen bezeichneten Gewächse anschließen. Diese Möglichkeit ist nicht zu bestreiten, da nicht wenige von den archichlamydeischen Familien einzelne Fälle von Sympetalie aufweisen. Indessen ist andererseits doch auch in Betracht zu ziehen, daß in den wenigen Reihen der sympetalen Dikotyledoneen die einzelnen Familien unterein-

ander in sehr enger Verwandtschaft stehen, so daß sie zum Teil schwer gegeneinander abzugrenzen sind. Jedenfalls sind die Unterreihen der Sympetalen (*Metachlamydeae*) recht natürliche. Es ist ferner zu berücksichtigen, daß wir zwar bei nicht wenigen Familien der Sympetalen noch einzelne Gattungen mit chori-petaler Blütenhülle finden, daß diese sich aber im sonstigen Bau nicht an bekannte Familien der *Archichlamydeae* anschließen. Wenn z. B. wegen Analogien im Habitus eine Verwandtschaft von Gentianaceen und Caryophyllaceen behauptet wurde, so ist dies eine vage Hypothese. Dabei ist zu beachten, daß bei den meisten Sympetalen das Andrözeum auf einen Kreis beschränkt ist und mit Rücksicht hierauf der Anschluß auch nur an einige wenige archichlamydeische Familien stattfinden könnte. Trotzdem hat sich ein solcher bisher nicht ermitteln lassen. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß wenigstens ein großer Teil der Eusympetalen Typen sind, welche frühzeitig den Weg der Sympetalie eingeschlagen haben. Beachtung verdient auch der Umstand, daß bei dem größten Teil der Sympetalen, namentlich denen der letzten Reihen, die Samenanlagen durchweg mit nur einem Integument versehen sind, während bei den *Archichlamydeae* und den ersten Reihen der Sympetalen mit einem Integument versehene Samenanlagen seltener sind.

So sehr ich mir auch von phylogenetischen Bestrebungen bei dem Studium einzelner Familien namentlich mit Zuhilfenahme der Pflanzengeographie Erfolg verspreche, so stehe ich doch vielen Versuchen, Familien voneinander, von lebenden oder ausgestorbenen ableiten zu wollen, skeptisch gegenüber. Was man aber mit größerer Sicherheit feststellen kann, das ist die Zugehörigkeit zu einer Familiengruppe oder Unterreihe und vor allem die morphologische Stufe. Mancherlei Verbesserungen bisheriger Anschauungen dürften sich aus weiterer Berücksichtigung der Haploidgenerationen und bei vorsichtiger Berücksichtigung serodiagnostischer Untersuchungen ergeben.

Anmerkung. Die Grundzüge für obige Sätze findet man zum größten Teil bereits in meiner Abhandlung: Über den Entwicklungsgang in der Familie der Araceen und über die Blütenmorphologie derselben (Englers Botan. Jahrb. V [1884], S. 160—173), ihre Anwendung in meinem Führer durch den Kgl. bot. Garten zu Breslau 1886, in meiner ersten Ausgabe des Syllabus 1892, in den späteren Auflagen desselben bis 1924, in der Schrift »Über die systematische Anordnung der monokotyledoneen Angiospermen« in Abhandl. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin 1892, in der »Übersicht über die Unterabteilungen, Klassen, Reihen, Unterreihen und Familien der *Embryophyta siphonogama*« in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, Nachträge zum Teil II—IV (1897), S. 341—357, und in den sich daran anschließenden »Erläuterungen zu der Übersicht über die *Embryophyta siphonogama*«, S. 358—380.